

Nancy 1969

R - Bourdon



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551908_0020

LOUDART & CLÉMENT

RELIEURS

11, Rue Sainte-Anne, 11

Tél. 52.80.09 - NANCY

M E M O I R E

présenté à la Faculté des Sciences

de Nancy

pour l'obtention du

DOCTORAT D'UNIVERSITE

par

Roland BOURDON

S Y S T E M A T I Q U E D E S C E P O N I E N S

E T

B I O L O G I E D E S " C A N C R I C E P O N "

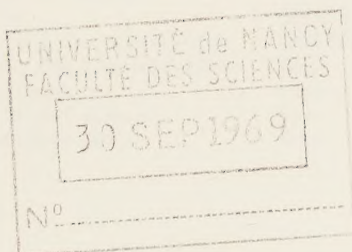
Jury :

MM. A.VEILLET Président

B.CONDE Examineurs

R.FRENTZ

Nancy, le





ANNEE SCOLAIRE 1968-69

DOYEN : M. AUBRY
ASSESEUR : M. GAY

Doyens honoraires : MM. CORNUBERT - ROUBAULT.

Professeurs honoraires : MM. RAYBAUD - LAFFITTE - LERAY - JOLY - LAPORTE - EICHBORN -
CAPELLE - GODEMENT - DUBREIL - L. SCHWARTZ - DIEUDONNE - DE MALLEMAN - LONGCHAMRON -
LETORT - DODE - GAUTHIER - GOUDET - OLNER - CORNUBERT - CHAPELLE - GUERIN - WAHL.

Maîtres de Conférences honoraires : MM. LIENHART - PIERRET - Mlle MATHIEU.

PROFESSEURS

MM. ROUBAULT	Géologie	GAYET	Physiologie
VEILLET	Biologie animale	HADNT	Physique
BARRICL	Chimie théorique	+ BASTICK	Chimie
BIZETTE	Physique	DUCHAUFOUR	Pédologie
GUILLIEN	Electronique	GARNIER	Agronomie
LECRAS	Mécanique rationnelle	NEEL	Chimie organique industrielle
BOLFA	Minéralogie		Géologie appliquée
NICLAUSE	Chimie	BERNARD	Physique
FAIVRE	Physique appliquée	+ CHAMPIER	Chimie biologique
AUBRY	Chimie minérale	+ GAY	Zoologie
COPPENS	Radiogéologie	STEPHAN	Zoologie
DUVAL	Chimie	+ CONDE	Botanique
FRUHLING	Physique	+ WERNER	Calcul différentiel et intégral
HILLY	Géologie	EYMARD	Chimie organique
LE GOFF	Génie chimique	LEVISALLES	Physique
SUHNER	Physique expérimentale	FELDEN	Mécanique physique
CHAPON	Chimie biologique	GOSSE	Physique (ENSMIN)
HEROLD	Chimie minérale industrielle	+ DAVOINE	Physique (1er Cycle)
SCHWARTZ B.	Exploitation minière	HORN	Géologie
MALAPRADE	Chimie	+ ROCCI	Mathématiques
+ MANGENOT	Botanique	+ Mme LUMER	Analyse supérieure
N...	Chimie biologique	N...	Méthodes mathématiques de la Physique
N...	Mécanique appliquée	N...	
N...	Chimie physique		
N...	Mécanique rationnelle		

(+) Professeur titulaire à titre personnel.

MAITRES DE CONFERENCES

Mme BASTICK	Chimie P.C. Epinal	MAINARD	Physique M.P.
MM. GODEFIN	Physique	CACHAN	Entomologie appliquée (ENSA)
VUILLAUME	Psychophysiologie		Chimie P.C.
FRENTZ	Biologie animale	MARTIN	Mécanique expérimentale
MARI	Chimie (ISIN)	PAULMIER	Minéralogie
AUROUZE	Géologie	PROTAS	Physico-chimie
DEVIOT	Physique du solide	JOZEFOWICZ	Géologie C.B.C.
FLECHON	Physique P.C.	JURAIN	Chimie appliquée (CUCES)
Mlle HUET	Mathématiques C.B.C.	RIVAIL	Génie chimique
MM. VIGNES	Métallurgie	VILLERMAUX	Biochimie appliquée (Brasserie)
BALESDENT	Thermodynamique, chimie appliquée (ENSIC)	METCHE	Mathématiques appliquées
BLAZY	Minéralogie	PAIR	Physique 1er Cycle
JANOT	Physique P.C. Epinal	BAUMANN	Physique
JACQUIN	Pédologie et chimie agricoles	DURAND	Physique (ISIN)
DEPAIX	Probabilité et statistique	GRANGE	Chimie (ENSIC)
N...	Mécanique des fluides (ISIN)	BAVEREZ	Mécanique (INSIN)
N...	Mathématiques	N...	Mathématiques P.C.
N...	Mathématiques C.B.C.	N...	Physiologie animale
N...	Mathématiques M.P.	N...	Exploitation minière (ENSMIN)

Avant d'exposer les résultats de ce travail, je tiens à exprimer ma très vive reconnaissance à Monsieur le Professeur A.VAILLET qui n'a cessé de me prodiguer ses conseils et encouragements.

Que Messieurs les Professeurs B.CONDE et R.FRENTZ veuillent bien agréer mes remerciements pour avoir accepté de faire partie de mon jury.

Ma gratitude va également à tous ceux, très nombreux, qui m'ont aidé dans ces recherches.

SYSTEMATIQUE DES CEPONIENS ET BIOLOGIE DES "CANCRICEPON"

Extrait des : Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, série A, Zoologie, tome L, fascicule 2 et dernier, Paris, 1968.

SOMMAIRE

	Page
La famille des Bopyridae. Classification, clé des groupes.....	1
Groupe <u>CEPON</u> . Caractéristiques. Clé générique.....	2
I - Genre <u>IDNE</u> Latreille. Caractères distinctifs des deux espèces européennes.	3
1 - <u>Idne thoracica</u> (Montagu).....	3
Description : adulte (p.3), cryptoniscien (p.7), formes juvéniles (p.9). Variation intra-spécifique (p.10). Hôtes et distribution géographique (p.12). Biologie (p.13). Statistiques d'infestation (p.14). Influence du parasitisme sur l'hôte (p.15). Infestations bilatérales et simultanées (p.15).	
2 - <u>Idne vicina</u> Bonnier.....	15
Remarques systématiques (p.15). Hôte et distribution géographique (p.16). Influence du parasitisme sur l'hôte (p.16). Infestations simultanées (p.16).	
II - Genre <u>ERGYNÉ</u> Risso.....	16
3 - <u>Ergyne cervicornis</u> Risso.....	16
Description : adulte (p.17), formes juvéniles (p.19). Hôte et distribution géographique (p.20).	
III - Genre <u>SCYRACEPON</u> Tattersall.....	20
4 - <u>Scyracepon tuberculosa</u> Tattersall.....	21
Description : adulte (p.21). Remarques systématiques (p.22). Hôte et distribution géographique (p.22).	
<u>Appendix</u> au genre <u>Scyracepon</u> . Données descriptives complémentaires sur <u>Scylebis</u> Barnard : adulte (p.23), épicaridien (p.23).	
IV - Genre <u>CANORICEPON</u> Giard et Bonnier.....	24
Les espèces du genre <u>Cancricapon</u>	27
5 - <u>Cancricapon elegans</u> (Giard et Bonnier).....	30
Description : adulte (p.30), épicaridien (p.34), cryptoniscien (p.34), formes juvéniles (p.36). Variation intra-spécifique (p.40). Hôte et distribution géographique (p.41). Biologie : fixation du parasite (p.42), évolution (p.50), reproduction (p.54). Statistiques d'infestation (p.57). Influence du parasitisme sur l'hôte (p.61). Infestations bilatérales et simultanées (p.63).	
6 - <u>Cancricapon pilula</u> (Giard et Bonnier).....	66
Biologie (p.66). Statistiques d'infestation (p.68). Infestations bilatérales et simultanées (p.68).	

LA FAMILLE DES BOPYRIDAE

Les Épicarides, Isopodes parasites de Crustacés, ont fait l'objet de plusieurs tentatives de classification, mais aucune n'est complètement satisfaisante. Il est toutefois généralement admis de les séparer en 2 sections¹ : les *Cryptoniscina*, à hermaphroditisme protandrique, dont le ♂ ne dépasse pas le dernier stade larvaire, parasites des Ostracodes, Cirripèdes, Amphipodes, Isopodes et Cumacés et les *Bopyrina*, gonochoriques, à sexes morphologiquement distincts, qui infestent les Schizopodes et les Décapodes.

Se basant essentiellement sur la nature de l'hôte et la position du parasite, BONNIER (1900) divise la section des *Bopyrina* en quatre familles. Sur les Schizopodes vivent les *Dajidae* et sur les Décapodes : les *Entoniscidae*² (cavité viscérale), les *Bopyridae* (cavité branchiale) et les *Phryxidae* (sur l'abdomen).

Il faut avouer que ces critères présentent une valeur contestable. On connaît maintenant des *Dajidae* fixés sur des Isopodes et des Décapodes (*Natantia* ou *Macrura reptantia* et même dans la cavité branchiale d'un Brachyoure), des *Bopyridae* internes ou abdominaux et des *Phryxidae* sur la face dorsale de l'abdomen d'une Crevette. Toutefois, les deux premières familles sont bien caractérisées par leur morphologie. Quant aux dernières, la plupart des auteurs n'admettent pas leur distinction et les réunissent dans une seule et même famille, celle des *Bopyridae*.

Nombre d'arguments semblent corroborer ce point de vue. Éthologiquement, si les *Phryxidae* sont généralement placés sous l'abdomen de l'hôte à l'état adulte, la plupart d'entre eux se fixent d'abord dans la cavité branchiale où ils se métamorphosent avant d'émigrer dans la région pléale; d'autre part, certains *Bopyridae* sont internes (*Entophilus* et parfois aussi les formes juvéniles de *Pleurocrypta*) ou abdominaux (*Phyllodurus*, *Rhopalione*) et l'on a même décrit récemment un Épicaride (*Bopyrophryxus*) qui, comme son nom l'indique, possède à la fois une position branchiale et abdominale. Morphologiquement, les deux familles ne se distinguent pas par leurs larves épicaridiennes et cryptonisciennes tandis qu'au contraire celles des *Dajidae* et des *Entoniscidae* sont facilement reconnaissables.

Toutefois, il nous paraît difficile de considérer les *Phryxidae* comme des *Bopyridae* et de classer ensemble des parasites dont le faciès à l'état adulte est aussi différent. En effet, tous les *Phryxidae* s'opposent aux *Bopyridae* (y compris les formes abdominales) par la position résupinée du céphalon de la ♀ et parfois des péréiopodes, le grand développement de certains oostégites ou leur fusion partielle et, dans quelques cas, la régression des péréiopodes sur le côté déformé. Que ces caractères soient en rapport avec le mode de fixation des parasites, c'est certain; mais, pratiquement, ce qui nous intéresse le plus est que ces derniers peuvent être immédiatement séparés en deux groupes distincts sur la base de critères éthologique (3) et morphologique. Aussi nous semble-t-il préférable de conserver encore les deux familles (4).

CLASSIFICATION DES BOPYRIDAE

La morphologie des stades larvaires et juvéniles n'étant connue que chez très peu d'espèces, la détermination des *Bopyridae* (tout comme celle des *Phryxidae*) reste basée sur les caractères externes des ♀♀ et des ♂♂ adultes, formes sous lesquelles ces Épicarides

(1) Le terme de « section » est ici provisoirement employé pour remplacer celui de « tribu » auquel une décision du 14^e Congrès international de Zoologie (1953) donne seulement valeur de taxon inférieur à la sous-famille.

(2) DANFORTH (1963) vient de proposer d'élever les *Entoniscidae* au rang de « tribu ».

(3) Aucun *Bopyridae sensu stricto* n'a encore été trouvé sur l'abdomen de Crevettes ou de Pagures.

(4) On pourrait évidemment, tenant compte des affinités de ces Épicarides, diviser la famille des *Bopyridae* en deux sous-familles *Bopyrinae* et *Phryxinae*, ce qui aurait l'avantage de concilier les arguments valables des différents auteurs.

sont d'ailleurs le plus souvent récoltés. Des différentes parties du corps, le pléon s'avère le plus variable et, par suite, fournit aux anciens auteurs le principal critère taxonomique. Selon le degré de développement et de complication des plaques latérales de l'abdomen de la ♀, BONNIER (1900) divisait la famille en trois groupes distincts, système adopté par NIERSTRASZ et BRENDER-À-BRANDIS (1929, 1931, 1932) et qui se définissait comme suit : *lames pleurales* allongées et digitées (*Ione* et Céponiens); plus courtes, lamelleuses et séparées (genres appartenant à *Pseudione* et *Orbione*); rudimentaires ou nulles (*Gyge*, *Argeia*, *Protopyrus*, *Bopyrus*, etc.)

Cette ancienne classification, basée exclusivement sur l'abdomen, présentait un inconvénient majeur : celui de réunir dans le deuxième groupe certaines espèces (comme celles du genre *Orbione*) nettement à part des autres par le développement excessif des plaques coxales et surtout de ne pas tenir compte, dans le troisième, de l'état de développement du marsupium (complet ou rudimentaire) des parasites, caractères indiquant pourtant un degré d'évolution très différent. Aussi est-ce avec raison qu'exposant une très intéressante théorie sur la phylogénie de la famille, SHINO (1965) sépare les formes dont les oostégites constituent ou non une cavité incubatrice close et celles à plaques coxales très développées.

Selon cet auteur, les Bopyridae peuvent se répartir en six groupes : *Pseudione* (le plus ancien dont dériveraient tous les autres), *Orbione*, *Cepon*, *Bopyrus*, *Athelges* et *Phryxus*. Pour SHINO, les deux derniers sont équivalents aux précédents; nous avons déjà indiqué pourquoi nous pensions devoir les considérer, au contraire, comme représentant une famille à part, celle des Phryxidæ. Nous n'insisterons pas ici sur la nouvelle systématique proposée dans cette note dont les idées directrices seront vraisemblablement développées ultérieurement. Provisoirement, nous adopterons les quatre groupes auxquels peut s'ajouter (DANFORTH, 1963) celui constitué par le genre *Entophilus* Richardson, d'ailleurs non représenté dans nos régions.

En ce qui concerne les Bopyridae européens, ils peuvent se classer comme suit (1) :

1. Marsupium fermé (oostégites se recouvrant pour former une cavité incubatrice complètement close) ou très légèrement ouvert au milieu.
 - A. Plaques latérales du pléon toujours très allongées, digitées ou fortement tuberculées sur les bords (aspect festonné); avec au moins les premières redressées vers l'avant du corps..... Groupe *CEPON*
 - B. Plaques latérales du pléon plus ou moins allongées, mais pratiquement lisses sur les bords (aspect non festonné); dirigées latéralement ou vers l'arrière du corps.
 - + Plaques coxales thoraciques toutes peu développées et de forme semblable; lame frontale relativement réduite, ne s'étendant pas latéralement..... Groupe *PSEUDIONE*
 - + Plaques coxales thoraciques excessivement développées; lame frontale s'étendant largement sur les bords..... Groupe *ORBIONE*
2. Marsupium ouvert (oostégites laissant visible la totalité de la face ventrale du thorax)..... Groupe *BOPYRUS*

A. Groupe *CEPON*

Caractérisé par les longues lames pleurales plus ou moins fortement découpées sur les bords, il renferme des formes pouvant être séparées en deux ensembles de faciès différent. Le premier, représenté par le seul genre *Ione*, parasite les Callianasses : ♀ avec la lame frontale étendue latéralement et six paires de plaques latérales; le ♂, très particulier, possède le même nombre de lames pleurales au pléon. Dans le second (Céponiens proprement dits) sont réunis les autres parasites qui montrent tous un habitus très semblable : corps de la ♀ globuleux, bosses ovariennes généralement importantes, bosses médio-dorsales souvent présentes, plaques

(1) Cette clé, ainsi que les autres, s'applique exclusivement aux ♀♀ adultes, sauf indication contraire.

latérales plus ou moins redressées vers le thorax; l'abdomen du ♂, segmenté dans la plupart des cas, porte des pléopodes tuberculiformes; ces Bopyridae infestent les Brachyours (1).

Ce groupe renferme 26 genres dont quatre dans nos régions pouvant être ainsi identifiés :

1. Pléon avec six paires de plaques latérales très ramifiées; exopodite des pléopodes tubuliforme et lisse; uropodes en lyre..... *IONE* Latreille
2. Pléon avec cinq paires de plaques latérales simples, seulement digitées ou tuberculées; exopodite des pléopodes de même forme que les lames pleurales; uropodes droits.
 - A. Appendices du pléon finement digités; endopodite des pléopodes bien développé..... *ERGYNE* Risso
 - B. Appendices du pléon grossièrement tuberculés; endopodite des pléopodes rudimentaire.
 - + Pléon du ♂ plus ou moins fusionné dans sa partie médiane; pas de pléopodes..... *SCYRACEPON* Tattersall.
 - + Pléon du ♂ complètement segmenté; avec des pléopodes. *CANCERICEPON* G. et B.

I. Genre *IONE* Latreille, 1818

Le genre *Ione* est très caractéristique par suite de la présence de six paires de plaques latérales au pléon dans les deux sexes. Sous ce rapport, le ♂ se rapproche de *Procepon* Shiino (1937) qui, il est vrai, d'après la diagnose, possède seulement cinq paires de plaques latérales et des uropodes biramés, mais il s'agit là d'une simple question de terminologie et l'exopodite des uropodes peut tout aussi bien être interprété comme une lame pleurale. De toutes façons, chez *Procepon*, les pléopodes sont biramés et également filiformes; quant à la ♀, tous les appendices pléaux présentent la même forme et les plaques latérales n'ont pas de digitations arborescentes.

Le genre *Ione* comprend actuellement six espèces décrites (2), dont deux sont propres à nos mers : *I. thoracica* (Montagu) et *I. vicina* Bonnier; les autres sont réparties dans le Pacifique. Toutes parasitent des hôtes du genre *Callinassa* (2).

D'ailleurs excessivement voisines, les espèces européennes se distinguent des autres formes par la grande taille de la lame céphalique et des plaques coxales des deux premiers segments thoraciques et par les exopodites des pléopodes effilés.

CARACTÈRES DISTINCTIFS DES DEUX ESPÈCES EUROPÉENNES D'*IONE*

Comme le reconnaît lui-même BONNIER (1900), les différences entre *I. thoracica* et *I. vicina* sont peu importantes, mais, d'après cet auteur, elles seraient constantes. Les caractères distinctifs entre les deux formes sont indiqués au tableau 1.

1. *IONE THORACICA* (Montagu, 1808)

RÉFÉRENCES :

- 1808, *Oniscus thoracicus* MONTAGU, p. 103-104, pl. 111, fig. 3-4.
 1817, *Oniscus thoracicus* LATREILLE, p. 54.
 1818, *Oniscus thoracicus* LAMARCK, p. 170.
 1818, *Oniscus (Ione) thoracicus* LATREILLE, pl. 336, fig. 46.
 1825, *Ione thoracicus* DESMAREST, p. 286, pl. 46, fig. 10.

(1) Il n'est pas sans intérêt de noter que les deux seules espèces qui ne parasitent pas des Crabes (*Hypocepon ovale* Nz. et Br. à Br. (1931) et *Procepon insolitum* Shiino (1937) présentent un aspect très différent; à notre avis, ce ne sont pas de vrais Cétoniens. Il en est de même pour *Atyocepon intermedium* Nz. et Br. à Br. (1931) dont l'hôte est inconnu.

(2) FRAISSE (1878) a bien signalé la présence d'*I. thoracica* sur les *Upogebia stellata* (Leach) du Golfe de Naples, mais aucun parasite de ce genre n'a été retrouvé par la suite sur cet hôte, malgré les récoltes intensives de Gébies dans la localité. Erreur de détermination ou *lapsus calami*? Quoi qu'il en soit, le nom d'*I. gebiae* attribué par GIARD et BONNIER (1890) pour l'*Ione* d'*Upogebia* reste toujours *nomen nudum*.

- 1826, *Ione thoracicus* AUDOUIN et MILNE EDWARDS, p. 359-361, pl. XLIX, fig. 10-11.
 1829, *Ione thoracicus* GUÉRIN-MÉNEVILLE, pl. 62, fig. 1-2.
 1838, *Ione thoracicus* LAMARCK, p. 292-293.
 1840, *Ione thoracicus* H. MILNE EDWARDS, p. 279-280, pl. 33, fig. 14-15.
 1840, *Ione thoracicus* LUCAS, p. 246, pl. 19, fig. 2-3.
 1849, *Ione thoracicus* CUVIER, pl. XLIX, fig. 1-3.
 1857, *Ione thoracicus* WHITE, p. 254, pl. XIV, fig. 8 a-b.
 1868, *Ione thoracica* BATE et WESTWOOD, p. 255-256, 6 fig.
 1881b, *Ione thoracica* KOSSMANN, p. 170-181, pl. X, fig. 1-9.
 1887, *Ione thoracica* GIARD et BONNIER, p. 1-77.
 1900, *Ione thoracica* BONNIER, p. 238-245, pl. I, fig. 1-7; pl. II, fig. 1-10; pl. III, fig. 1-6.
 1901, *Ione thoracica* GERSTAECKER, p. 237-238, pl. XI, fig. 1-3.
 1942, *Ione thoracica* REVERBERI et PITOTTI, p. 111-184, fig. 1-27.
 1945, *Ione thoracica* REVERBERI, p. 236-238, fig. 7 a-d.

MATÉRIEL EXAMINÉ :

- sur *Callianassa subterranea* (Montagu). — France : 1 spécimen, Bassin d'Arcachon (P. Juchault coll.).
 — sur *Callianassa tyrrhena* (Petagna). — France : 2 spécimens, Le Pirou, côte ouest du Cotentin (Y. Turquier coll.). Italie : 9 spécimens, Naples (Pr. Veillet leg.).

Sexe	Caractères	<i>I. thoracica</i>	<i>I. vicina</i>
♀	Exopodites / lames pleurales.	Nettement plus longs	Un peu plus courts
	Exopodites	Tous foliiformes	Triangulaires dans la 1 ^{re} paire, progressivement fili-formes.
♂	1 ^{er} endopodite	Foliiforme, distalement acuminé	Subquadrangulaire, arrondi à l'extrémité.
	Pléopodes	Non visibles	Plus apparents
	Uropodes / lames pleurales.	De même taille	Un peu plus longs

TABEAU 1

Caractères distinctifs entre *Ione thoracica* et *I. vicina* (d'après BONNIER, 1900)

MORPHOLOGIE

1. Description

FORME ADULTE.

Spécimen de référence : ♀ + ♂ sur *C. tyrrhena* ♀ de 45,1 mm de longueur totale, cavité branchiale droite, Naples.

Femelle (fig. 1).

Mensurations. — Longueur sans les uropodes : 8,0 mm; largeur au niveau du troisième segment thoracique : 4,6 mm; longueur du pléon : 2,4 mm. Indice d'asymétrie : 9° (1).

(1) Nous appelons indice d'asymétrie l'angle formé par les axes sagittaux du céphalon et du pléon. Cette mesure précise l'appréciation subjective de la déformation du parusite en donnant le degré de courbure et permet d'éviter l'emploi de qualificatifs trop vagues comme « peu, assez ou très asymétrique ».

Céphalon ovulaire, sans fissure médiane marquée sur la face dorsale. *Lame frontale* large, formant de chaque côté de la tête un grand lobe charnu et libre dépassant un peu le bord latéral du premier segment thoracique. *Yeux* non visibles. *Antennules* triarticulées, *antennes* à six articles. *Maxillipèdes* (fig. 2, a) arrondis, pourvus d'un palpe minuscule. *Bord postérieur* (fig. 2, b) avec deux paires de lamelles lisses dont l'externe est plus longue et plus effilée que l'interne; une troisième paire est également présente, mais, insérée sous les deux autres, elle ne peut être décelée qu'en soulevant ces dernières; la partie médiane est proéminente et sans tubercules.



FIG. 1

Ione thoracica (Montagu). — ♂ adulte, face dorsale $\times 14$.

Péréion. — *Bosses latérales* sur les quatre premiers somites, peu saillantes; les deux premières à peine définies. *Plaques coxales* formant, dans les deux segments antérieurs, un lobe pendant semblable à ceux du céphalon, mais plus développé; elles sont plus longues d'un côté que de l'autre : la première plaque gauche dépasse légèrement le deuxième somite,

la seconde s'étend jusqu'à la moitié du quatrième segment; les cinq paires suivantes sont beaucoup plus petites et lancéolées. *Oostégites*. Première paire (fig. 2, c) avec la partie antérieure arrondie, profondément excavée intérieurement; la partie postérieure, régulière et ciliée, ne présente pas de lobe distal; la crête interne porte quelques digitations acuminées dans sa moitié proximale. Les autres oostégites sont beaucoup plus grands, surtout les troisièmes et quatrièmes, et de forme à peu près semblable, sauf les deuxièmes, de contour plus incurvé; sur leur bord postérieur sont insérés des poils de plus en plus longs de la seconde à la quatrième paire et, dans la dernière, ils constituent une véritable frange; toutes les plaques marsupiales sont ornées sur leur moitié supérieure externe de poils très particuliers. *Périopodes* (fig. 2, d) de structure semblable, avec une petite bosse sur le bord supérieur du basipodite; le bord inférieur du propode forme également une forte gibbosité contre laquelle vient s'appliquer l'extrémité du dactyle très robuste; leur taille augmente légèrement jusqu'à P4, diminue un peu ensuite vers l'arrière.

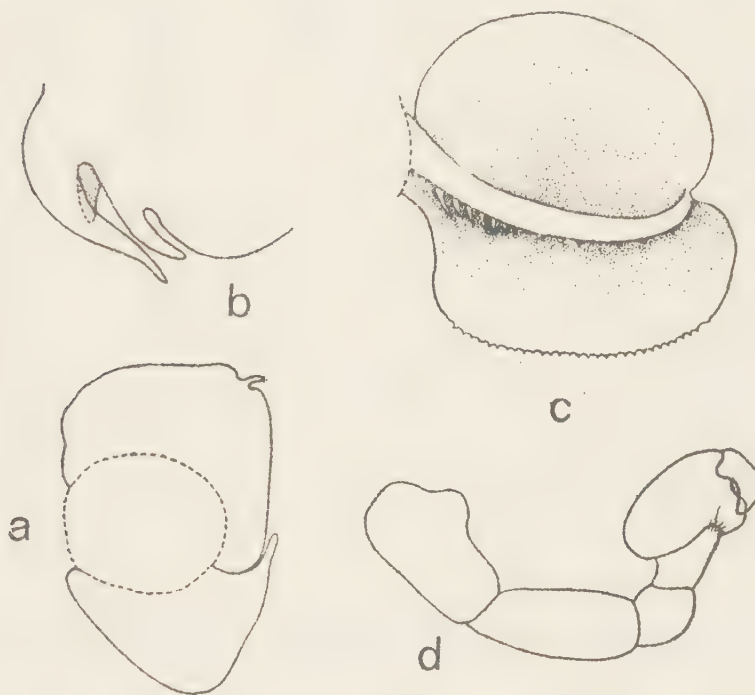


FIG. 2

Ione thoracica (Montagu). — ♂ adulte : a, maxillipède $\times 26$; b, bord postérieur du céphalon $\times 37$; c, premier oostégite, face ventrale $\times 20$; d, périopode $\times 25$.

Pléon à six segments, mais la séparation n'est pas indiquée dorsalement dans les trois derniers somites. *Plaques latérales* au nombre de six paires portant sur leur bord postérieur de nombreuses digitations ramifiées. *Pléopodes* : cinq paires biramées. *Exopodites* très effilés, dépassant un peu les lames pleurales et les uropodes. *Endopodites* tous plus courts que l'exopodite correspondant; la première paire est large, lamelleuse et en croissant; dans les segments suivants, l'endopodite s'amincit progressivement et, dans les deux dernières paires, il a la même forme que la rame externe. Ces trois sortes d'appendices augmentent légèrement de taille vers l'arrière. *Uropodes* simples, constitués de deux tubes relativement gros et allongés, un peu plus longs que les dernières plaques latérales; leur extrémité distale se recourbe extérieurement en forme de « lyre ».

Mâle (fig. 3, a).

Mensurations. — Longueur : 3,8 mm; largeur au quatrième segment thoracique : 1,3 mm; longueur du pléon : 0,9 mm.

Céphalon arrondi en avant et séparé du péréion. Yeux présents. Antennules (fig. 3, b) triarticulées, antennes à sept articles, le deuxième segment étant le plus important. Maxillipèdes (fig. 3, c) triangulaires, paraissant formés de deux articles, et terminés par trois soies apicales.

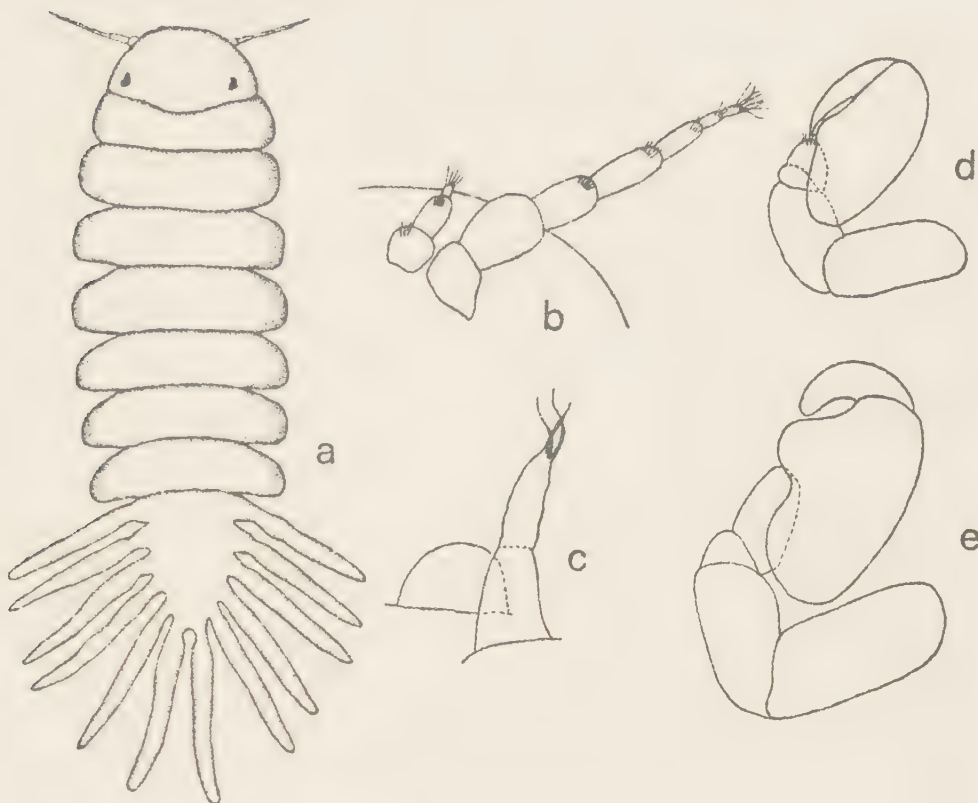


FIG. 3

Ione thoracica (Montagu). — ♂ adulte : a, face dorsale $\times 21$; b, antenne et antennule $\times 96$; c, maxille et maxillipède $\times 186$; d, premier péréiopode $\times 46$; e, 7^e péréiopode $\times 46$.

Péréion. — Les segments sont tous sensiblement de même largeur et arrondis sur les côtés. Péréiopodes (fig. 3, d-e). P1 et P2 avec le dactyle long et effilé; ce dernier est plus court, plus gros et très squameux à son extrémité distale dans les péréiopodes suivants. Leur taille ne cesse d'augmenter vers l'arrière, surtout dans P6 et P7.

Pléon sans trace de segmentation dorsale ou ventrale. **Plaques latérales** : six paires effilées et de longueur légèrement croissante. Ni pléopodes ni uropodes.

FORME LARVAIRE.

Cryptoniscien.

Malgré la fréquence d'*I. thoracica* et les travaux dont ce parasite a fait l'objet, aucune description n'a été donnée des stades larvaires. La seule indication morphologique se rapporte au cryptoniscien dont CAROLI (1929a) dit que l'article basal des antennules a le bord postérieur denticulé, caractère spécialement notable, souligne-t-il, car c'est un cas très rare chez les Épicarides de la section des *Bopyrina*. Ce serait même le seul, mais nous avons vu deux de ces larves (spécimens provenant du Pirou) et il s'agit seulement d'épines, le bord inférieur de ces appendices n'étant pas divisé en plusieurs dents comme chez les *Cryptoniscina*.

Longueur : 0,68 mm.

Céphalon arrondi en avant. Yeux présents. *Antennules* (fig. 4, a). Article basal avec le bord postérieur spinuleux, l'angle antéro-externe acuminé se termine par une longue soie; deuxième segment présentant les mêmes ornements; le troisième porte distalement deux lobes inégaux à l'extrémité desquels s'insèrent quelques longues soies, l'inférieur (le plus long) présentant, en outre, une soie proximale sur chaque bord; la frange sensorielle ordinaire n'a pu être distinguée. *Antennes* (fig. 4, b). Les deux premiers segments sont courts, le second montre une soie sur son bord externe, le troisième est terminé par trois soies, le quatrième par deux; les articles du flagellum sont d'égale longueur, de plus en plus minces et pourvus de deux soies latéro-inférieures, sauf le dernier qui en a quatre.

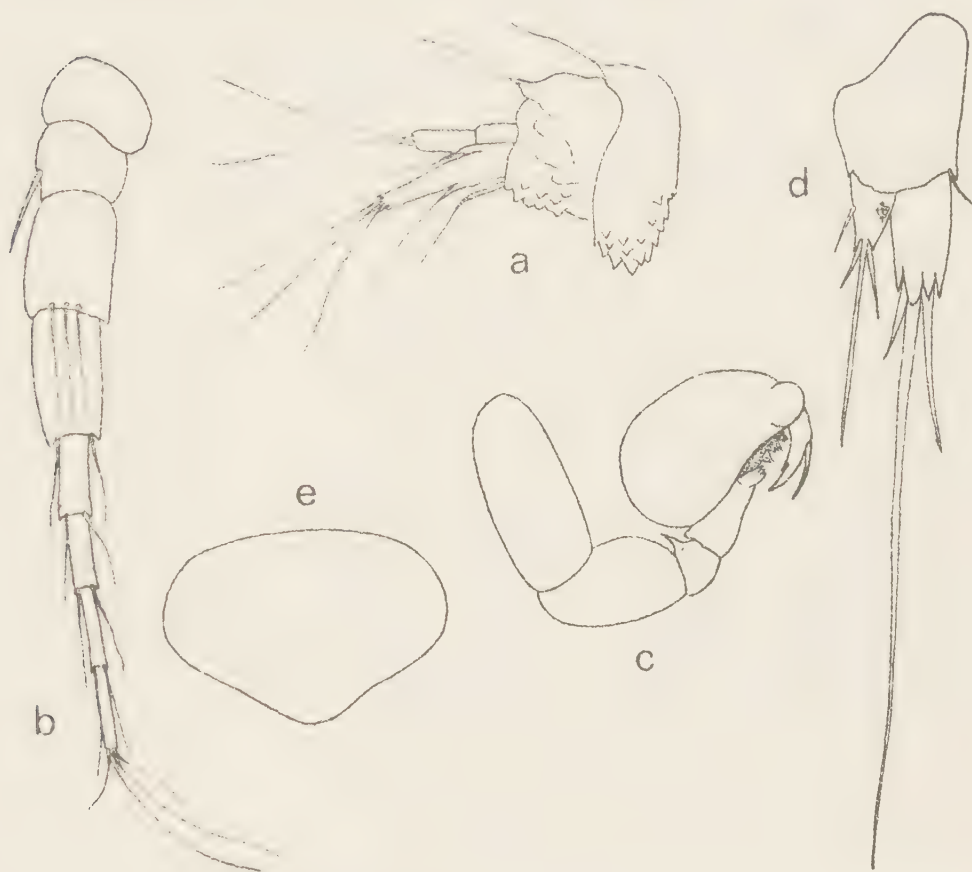


FIG. 4

Lone thoracica (Montagu). — Larve cryptoniscienne : a, antennule $\times 562$; b, antenne $\times 472$; c, péréiopode $\times 520$; d, uropode $\times 520$; e, pygidium $\times 616$.

Péréion. — Épaulettes coxales non dentées. *Péréiopodes* (fig. 4, c) de même structure, avec le propode globuleux orné de plusieurs dents sur le bord inférieur; le dactyle est bifide.

Pléon. — Saillies médio-ventrales spiniformes. *Pléopodes* : cinq paires biramées. Plaque basale montrant deux soies postéro-internes; expodite avec cinq soies plumées, l'externe plus courte que les autres; l'endopodite de la dernière paire se termine par deux soies (mais le nombre ne peut être précisé dans les appendices précédents, les soies s'étant détachées au cours du traitement des larves). *Uropodes* (fig. 4, d). Plaque basale relativement grande avec une soie postéro-externe. Endopodite présentant un petit groupe de poils courts sur la moitié proximale externe et une soie sur le bord interne; il se termine par deux dents aiguës et trois soies inégales dont la médiane beaucoup plus longue que les autres. Expodite plus

développé que la rame interne, pourvu à son extrémité postérieure de quatre dents, l'une d'entre elles forte et obtuse, plus trois soies de différentes longueurs, la médiane étant particulièrement allongée. *Pygidium* (fig. 4, e) légèrement cordiforme.

Toute la surface du corps et les appendices du pléon sont recouverts de poils relativement longs, ce qui est la règle pour les cryptonisciens de Bopyridae.

FORMES JUVÉNILES.

Le plus jeune spécimen d'*I. thoracica* que nous ayons examiné est un cryptoniscien en mue, placé sous le premier oostégite d'une ♀ adulte. L'exuviation s'est produite au niveau des segments thoraciques V et VI, la partie postérieure étant bopyrienne. Les péréiopodes 6 et 7 sont semblables à ceux de la dernière larve, mais les dents du carpe et du propode ont disparu et le dactyle est maintenant simple. Sur l'abdomen (fig. 6, a), les pléopodes sont de taille décroissante, légèrement bilobés postérieurement avec une petite soie sur le bord postéro-externe; les uropodes sont très gros.

REVERBERI et PITOTTI (1942) ont représenté un certain nombre de stades post-larvaires encore fixés sur l'abdomen de l'hôte. Leur longueur est comprise entre 1 et 5 mm. La forme de ces individus est variable, allongée ou ovale, avec des uropodes toujours développés; les bords latéraux du pléon sont plus ou moins étendus.

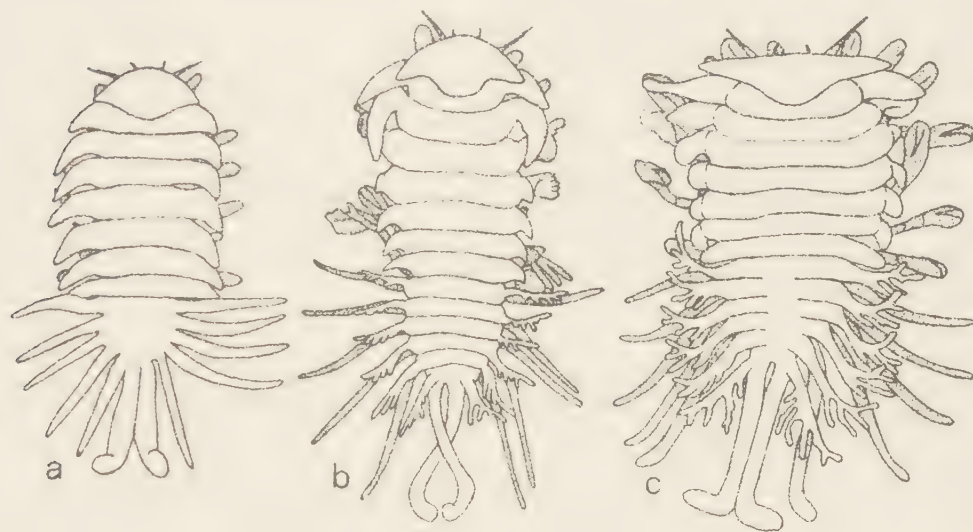


FIG. 5

Ione thoracica (Montagu). — ♀♀ juvéniles : a-c, stades évolutifs, face dorsale (d'après REVERBERI et PITOTTI, 1942).

Femelle.

Les mêmes auteurs et KOSSMANN (1881b) ont également figuré des ♀♀ juvéniles branchiales à différents stades évolutifs :

— chez la plus jeune (fig. 5, a), ni la lame frontale ni les plaques coxales ne sont constituées, les bords latéraux des segments thoraciques, seulement rétrécis et acuminés, s'inclinent vers l'arrière; les uropodes, relativement importants, ont déjà la forme caractéristique en « lyre ». Les deux auteurs italiens indiquent l'absence de plaques latérales digitées au pléon et celle des oostégites;

— dans un stade plus avancé (fig. 5, b), la lame frontale s'allonge latéralement, mais le bord antérieur est encore arqué; les deux premières paires de plaques coxales sont bien formées et les lames pleurales commencent à se digiter;

— la ♀ juvénile la plus évoluée (fig. 5, c) se rapproche beaucoup par son apparence générale de la forme adulte : la lame frontale est apiatée antérieurement et les digitations

postérieures des plaques latérales sont plus nombreuses et plus importantes, mais elles restent encore simples. Il est probable que les oostégites sont développés à ce stade et qu'il s'agit d'une ♀ préadulte.

Mâle.

REVERBERI et PITOTTI (1942) ont aussi décrit comment se faisait la croissance pléale du ♂ et se réalisait la forme adulte (fig. 6, b-f) : les bords latéraux s'allongent progressivement à partir du dernier segment tandis que les uropodes s'amincissent.

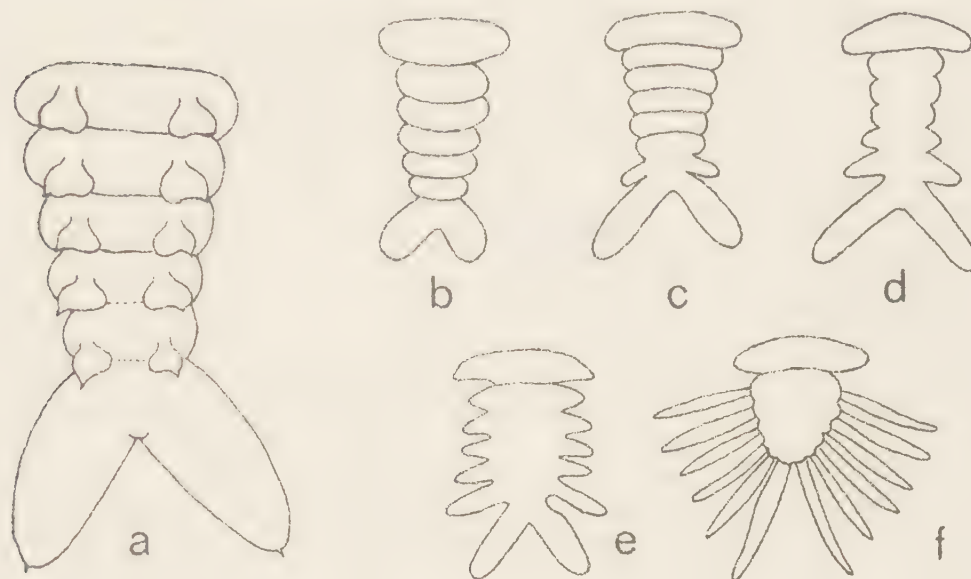


FIG. 6

Ison thoracicus (Montagu). -- ♂ ♂ juvéniles : a, abdomen d'un cryptoniscien en mue ; b-f, croissance pléale (d'après REVERBERI et PITOTTI, 1942).

2. Variation intra-spécifique

Femelle.

Taille de l'adulte : entre 3,9 et 10,0 mm.

Rapport L/l du corps (calculé du bord antérieur de la lame frontale à l'extrémité distale du pléon, uropodes non compris) : varie entre 1,40 et 2,00, donnant au parasite un aspect trapu ou allongé, avec tous les intermédiaires.

Indice d'asymétrie : toujours très faible.

Antennes : quelquefois avec cinq ou quatre articles dans l'un des deux appendices, mais le plus généralement avec six.

Maxillipèdes : le petit lobe antéro-externe peut manquer.

Lame frontale et plaques coxales antérieures : leur longueur relative est très variable, surtout dans la plaque du périonite II. Ainsi, l'extrémité distale de la lame frontale atteint entre la fin du premier segment et le début du troisième, la première plaque coxale entre la moitié du deuxième et le début du quatrième ; la seconde plaque s'étend ordinairement entre la moitié du quatrième somite et le début du sixième, mais chez un spécimen de 8,0 mm (Naples), cette lame parvient jusqu'à l'extrémité du premier pléonite et dans un autre de 6,7 mm (même localité), elle dépasse les uropodes (fig. 7, a).

Les autres plaques coxales, de forme très différente et beaucoup plus réduites, sont souvent effilées distalement. En ce qui les concerne, deux anomalies à relever :

(1°) troisième plaque lamelleuse comme les précédentes et atteignant le début du cinquième segment (2°) chez les deux individus du Pirou, la quatrième paire, pourtant bien délimitée des bosses latérales, ne possède pas de prolongement lancéolé.

Crête interne du premier ostégite : habituellement pourvue de digitations, mais ces dernières peuvent se réduire à de simples tubercules, voire manquer complètement (un individu).

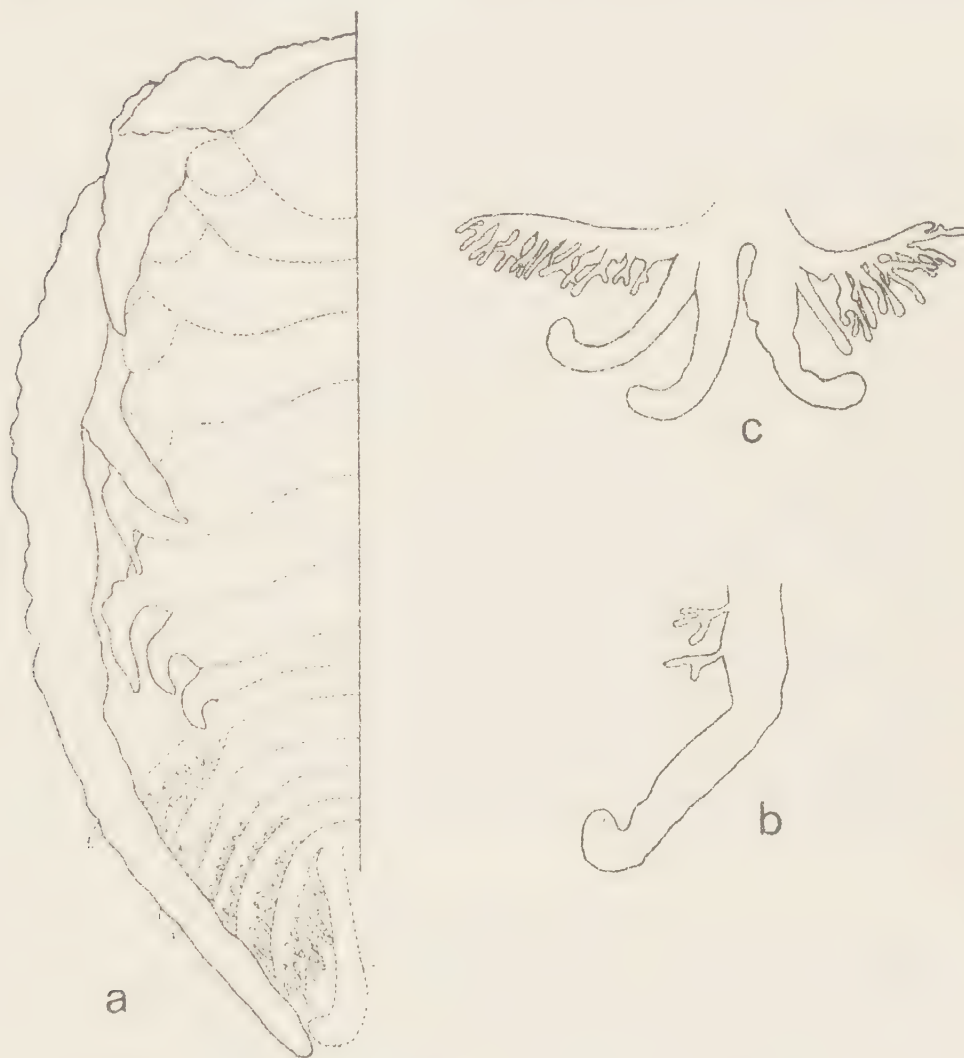


FIG. 7

Ione thoracica (Montagu). — Variation chez la ♀ : a, développement anormal de la 2^e plaque coxale gauche $\times 20$; b, uropode avec digitations secondaires $\times 24$; c, uropode 2-ramé $\times 17$.

Exopodites des pléopodes : augmentent sensiblement de taille dans les segments postérieurs; dans deux spécimens (7,5 et 10,0 mm), la cinquième paire était presque deux fois aussi longue que la première. Quelquefois la quatrième paire est plus petite que les précédentes. Par rapport à la longueur de l'endopodite, le premier exopodite est assez variable : généralement un peu plus développé, parfois de même taille, rarement un peu plus court.

Les deux dernières paires sont assez souvent recourbées distalement comme les uropodes dont elles ont alors l'aspect. Le bord latéral de ces appendices est le plus fréquemment tuberculé.

Endopodites des pléopodes : augmentent ordinairement de longueur aussi, mais ils restent quelquefois de même taille; parfois la cinquième paire est beaucoup plus développée que les autres.

Plaques latérales : ces appendices et, en certains cas, les exopodites des pléopodes, peuvent avoir une apparence articulée. Il ne semble pas toutefois s'agir d'une segmentation réelle, mais sans doute plus probablement d'un artefact dû au fixateur. Cette observation amène à supposer que la segmentation décrite et figurée chez *I. thomsoni* Richardson (1904) est peut-être aussi occasionnée artificiellement par la même cause.

Segmentation du pléon : les six segments toujours bien séparés, sauf dans le spécimen de référence où les trois derniers sont soudés dorsalement.

Uropodes : sont aussi fréquemment tuberculés latéralement. Chez un spécimen, l'uropode gauche montre dans sa moitié proximale deux digitations ramifiées identiques à celles des plaques latérales (fig. 7, b), dans un autre, cet appendice est nettement biramé, chaque uropode présentant l'aspect ordinaire en lyre (fig. 7, c).

Mâle.

Taille de l'adulte (sur ♀ ovigère) : 2,0 à 4,8 mm.

Antennes : le nombre des articles varie peu, entre six et huit.

Maxillipèdes : celui des soies apicales est souvent de un, quelquefois trois et rarement deux; dans un cas, un des maxillipèdes était réduit à un simple tubercule beaucoup plus petit que la maxille correspondante.

Péréiopodes : la différence de forme et de taille relative du dactyle entre les deux premières paires et les suivantes est constante, sauf chez le plus jeune ♂ examiné (2,0 mm) où cet article reste acuminé dans tous les péréiopodes. Ces derniers conservent d'ailleurs la même longueur, tandis que chez tous les autres individus, on observe un accroissement de dimension dans les pattes postérieures. Il est possible que l'augmentation de la grosseur du propode représente un caractère d'apparition relativement tardive.

Plaques latérales : BONNIER (1900) a noté l'absence occasionnelle de la sixième paire. La longueur de ces appendices augmente peu vers l'arrière et souvent toutes les lames pleurales sont de même taille; parfois la première paire est nettement plus courte.

Segmentation de l'abdomen et pléopodes : NEVERBORN et PITOTTI (1942) ont figuré un très jeune ♂ avec un abdomen de sept segments. Si la réduction du nombre des pléonites dans ce sexe est parfois relativement fréquente dans certaines espèces, nous n'avons jamais observé l'inverse; il est possible qu'il s'agisse tout simplement d'une erreur du dessinateur. Les segments sont le plus souvent invisibles, quelquefois légèrement indiqués. Il en est de même pour les pléopodes.

HÔTES ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Par suite de la confusion qui a longtemps régné dans la systématique des *Callianassa* de nos régions, il est souvent difficile de préciser la nature exacte de l'hôte et la répartition de *I. thoracica* sur ce dernier. Le parasite a été signalé sur les deux espèces suivantes :

— sur *Callianassa subterranea* (Montagu). — *Belgique* : au large d'Ostende (HOLTHUIS, 1950). *Grande-Bretagne* : estuaire de Kingsbridge (MONTAGU, 1808), Great West Bay (HOLMES, 1966). *France* : Boulogne (BÉTENCOURT [1]), Wimereux (GIARD et BONNIER, 1887), Port-en-Bessin (LUCAS [1]), localité non mentionnée de la Manche (AUDOUIN et MILNE EDWARDS, 1826), Concarneau (BONNIER, 1887), Arcachon (CARAYON, 1943; BOURDON, 1964), station non précisée des côtes méditerranéennes (LUCAS, 1883). *Yougoslavie* : Lesina (HELLER, 1866; STALIO, 1877; SROSSICH, 1880). *U.R.S.S.* : Mer Noire, Sébastopol (POPOV, 1929).

(1) Fide GIARD et BONNIER (1890) qui ne donnent pas la référence bibliographique.

— sur *Callianassa tyrrhena* (Petagna). — *Iles anglo-normandes* : Jersey (NORMAN, 1907 [1]; PIKE, 1953; LE SUEUR, 1954). *France* : Le Pirou, côte ouest du Cotentin (Y. TURQUIER coll.). *Italie* : Naples (2) (FRAISSE, 1877; KOSSMANN, 1881b; LO BIANCO, 1888; GIARD et BONNIER, 1890; CAROLI, 1928, 1929a, 1931; TUCKER, 1931; REVERBERI et PITOTTI, 1942; REVERBERI, 1941, 1943, 1947b; BAFFONI, 1950, 1953).

BIOLOGIE

La biologie d'*I. thoracica* a été étudiée à Naples par CAROLI (1928, 1929a) qui, le premier, suivit le développement larvaire complet d'un Épicaride sur Copépode et par REVERBERI (3) et PITOTTI (1942) pour la vie parasitaire sur *Callianassa*. Ces derniers auteurs ont principalement porté leurs recherches sur le déterminisme et l'inversion du sexe chez les *Bopyrina* en utilisant *Ione* comme matériel; nous ne rappellerons pas ici leurs importants travaux maintenant classiques sur lesquels nous aurons d'ailleurs l'occasion de revenir plus tard et résumerons seulement le cycle biologique de l'espèce, unique pour la famille des Bopyridae.

Reproduction.

La maturité sexuelle est atteinte dans la première année de la vie d'*I. thoracica*; il y a plusieurs pontes dans la saison (au moins trois) se succédant à un mois d'intervalle environ. La période de reproduction s'étend de mars à décembre; il n'y a pas d'émissions en hiver.

Vie larvaire.

Les embryons contenus dans le marsupium maternel de la ♀ donnent des épicaridiens, larves douées d'un phototropisme positif qui se fixent sur le Copépode *Acartia clausi* Giesbrecht dont la présence sur les fonds à *Callianasses* paraît précisément coïncider avec la période de ponte du parasite. Sur cet hôte provisoire s'accomplit une série de mues transformant rapidement l'épicaridien (en 10 jours à peu près) d'abord en microniscien, puis en cryptoniscien. Parvenu à ce stade, la larve abandonne le Copépode et redevient pélagique. C'est sous cette forme que se fait l'infestation de l'hôte définitif.

Vie parasitaire.

Le cryptoniscien peut évoluer très différemment :

1^{er} cas. — La larve se fixe sur les touffes de poils de l'abdomen d'une *Callianassa*; là, elle se métamorphose en *bopyridium*, premier stade post-larvaire, et, tout en évoluant, accomplit une lente migration jusqu'à la cavité branchiale de l'hôte; arrivée à cet endroit, elle se transforme en une ♀.

2^e cas. — Cette ♀ parvenue à un certain âge (5-6 mois) émet une substance qui attire un autre cryptoniscien planctonique directement dans la cavité branchiale; celui-ci se place sur elle et devient rapidement un ♂. Si plusieurs larves se fixent simultanément sur la jeune ♀, elles peuvent commencer à se transformer dans le sens ♂, mais une seule restera.

3^e cas. — Sur la plupart des *Callianasses* adultes déjà infestées par une grosse *Ione*, notamment sur les touffes de poils et entre les pléopodes, s'agrippent des cryptonisciens qui évoluent en *bopyridium* et autres stades plus avancés comme dans le premier cas, mais ils ne rejoignent les branchies de l'hôte que si le ♂ en place vient à disparaître. La plupart du temps, ces formes post-larvaires finissent par se détacher de l'abdomen des *C. tyrrhena* et meurent.

Ce cycle compliqué est schématisé dans la figure 8.

En été et en automne, les très jeunes parasites post-larvaires sont relativement nombreux sur l'abdomen des *Callianasses* déjà infestées, beaucoup moins communes sur celui des hôtes indemnes; en janvier-février, elles sont bien plus rares et atteignent une longueur

(1) L'identification erronée de NORMAN a été rectifiée par LE SUEUR (1954).

(2) Les anciennes observations faites à Naples mentionnent *C. subterranea* comme hôte, mais CAROLI a indiqué par la suite qu'il s'agissait de *C. laticauda* (Otto) maintenant *C. tyrrhena*.

(3) Outre ce travail fondamental, REVERBERI a publié de nombreuses et particulièrement intéressantes observations sur la biologie d'*Ione* que nous ne pouvons toutes rapporter ici (voir Bibliographie).

INFLUENCE DU PARASITISME SUR L'HÔTE

L'action modificatrice de l'*Ione* sur les caractères sexuels des Callianasses est peu importante. En général, elle paraît surtout se traduire par une simple réduction de la grande pince dans les deux sexes et porte quelquefois sur les deux premiers pléopodes du ♂ (CAROLI, 1931; REVERBERI, 1943; BAFFONI, 1950).

BAFFONI (1950) s'est attaché à l'étude de l'influence du parasite sur les gonades. Une réduction des testicules est ordinairement constatée chez les ♂♂ quoique la spermatogenèse demeure toujours plus ou moins active. Chez les ♀♀, les ovaires montrent une forte régression : ils sont vides et sans trace de vitellogenèse; le parasitisme cause une hypertrophie des tissus connectifs entre les deux glandes sexuelles et souvent aussi des cellules de la lignée germinale.

Le même auteur (1953) a également recherché l'action du parasite sur l'hépatopancréas des Callianasses. Ses analyses mettent en évidence une augmentation du poids et de la teneur en graisse et une diminution de la proportion d'eau et d'azote. C'est exactement l'inverse qui se produit chez les individus infestés par un *Rhizocéphale*.

INFESTATIONS BILATÉRALES ET SIMULTANÉES

Les cas de parasitisme double sont rares (REVERBERI et PITOTTI, 1942). Quelques infestations simultanées avec le *Rhizocéphale Parthenopea subterranea* (Kossmann) ont été notées sur des exemplaires déjà bopyrisés (REVERBERI, 1943; BAFFONI, 1950).

2. *IONE VICINA* Bonnier, 1900

RÉFÉRENCES :

- 1890, *Ione vicina* GIARD et BONNIER, p. 387 (*nomen nudum*).
1900, *Ione vicina* BONNIER, p. 247-248, pl. III, fig. 7-15.

REMARQUES SYSTÉMATIQUES

Les critères différentiels mentionnés par BONNIER (1900) ou ressortant de ses figures paraissent peu importants (tableau 1 et fig. 9, a-b). Les principaux résident dans la forme subquadrangulaire de l'endopodite des premiers pléopodes et dans la longueur relative des exopodites qui sont toujours plus courts que les plaques latérales correspondantes.



FIG. 9

Endopodite du 1^{er} pléopode de la ♀ : a, chez *Ione vicina* Bonnier; b, chez *I. thoracica* (Montagu)
(les deux figures d'après BONNIER, 1900)

Chez le petit spécimen d'*I. thoracica* (Montagu) d'Arcachon (3,9 mm), les exopodites ne dépassent pas les lames pleurales. On pourrait supposer qu'il s'agit de modifications morphologiques en relation avec la croissance du parasite; mais, d'un autre côté, nous avons observé une grande ♀ (10,0 mm) de Naples présentant également une réduction du même appendice. Le seul point de différence entre les deux Bopyridae resterait donc la

forme du premier endopodite, ce qui paraît un critère spécifique bien mince. Il serait donc souhaitable d'examiner à nouveau cette espèce que nous conservons provisoirement surtout parce que des auteurs plus récents que BONNIER l'ont retrouvée et semblent admettre sa validité.

HÔTE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Sur *Callianassa truncata* Giard et Bonnier. — Italie : Naples (GIARD et BONNIER, 1890; CAROLI, 1929a, 1931; REVERBERI, 1943).

INFLUENCE DU PARASITISME SUR L'HÔTE

Moins fréquente que *I. thoracica* (Montagu), mais non très rare (CAROLI, 1929a), on ne possède guère de données sur sa biologie. L'influence sur l'hôte a toutefois été étudiée par REVERBERI (1943) : elle se borne, chez les ♂♂ à une légère réduction des grandes pinces et de leur chétotaxie, mais les testicules restent d'apparence normale; chez les ♀♀, l'action de l'one varie selon les individus, allant jusqu'à la complète atrophie des ovaires, quoique les chélicères, les pléopodes et les orifices génitaux ne soient pas modifiés.

INFESTATIONS SIMULTANÉES

L'infestation simultanée avec le Rhizocéphale *Thompsonia mediterranea* Caroli a été observée par CAROLI (1931).

II. Genre *ERGYNE* Risso, 1816

Présence de bosses médio-dorsales, endopodites des pléopodes bien développés chez la ♀, abdomen du ♂ complètement segmenté, constituent, dans le groupe des Céponiens, des caractères génériques partagés par *Ergyne* Risso et *Portunicepon* Giard et Bonnier. Ce genre a été longtemps confondu avec le dernier et désigné sous l'un ou l'autre nom. En fait, nous ne savons pas avec certitude s'ils sont vraiment distincts. Le ♂ d'*E. cervicornis* Risso ayant été décrit sans pléopodes tandis que ces appendices sont présents chez celui de toutes les autres formes de *Portunicepon*, SHIINO (1936) a proposé de séparer les deux genres sur cette base.

Dans la description de l'espèce-type, KOSSMANN (1881b) indique que les « épiméroïdes » (c'est-à-dire les plaques latérales) manquent au pléon. GIARD et BONNIER (1887) se sont longuement étendus sur les erreurs d'interprétation des appendices pléaux faites par cet auteur, mais ils admettent comme très possible l'absence d'endopodite aux pléopodes dans cette espèce. Aussi est-on étonné de voir BONNIER (1900) placer *E. cervicornis* dans *Portunicepon* précisément caractérisé d'après lui par le grand développement de l'endopodite. Bien que n'ayant pas examiné de spécimen adulte, l'absence de cet appendice nous paraît toutefois très peu probable, car il existe — et bien apparent — chez la ♀ préadulte.

Outre l'absence de pléopodes chez le ♂, *Ergyne* (monospécifique) se distingue des six espèces de *Portunicepon* par les digitations nombreuses, fines et profondes des lames pleurales de la ♀, caractère qui se retrouve aussi chez *P. goetici* Shiino (1934), mais, dans la forme japonaise, les uropodes sont presque deux fois plus longs que les cinquièmes plaques latérales.

3. *ERGYNE CERVICORNIS* Risso, 1816

RÉFÉRENCES :

- 1816, *Ergyne cervicornis* RISSO, p. 150, pl. III, fig. 12.
- 1825, *Ergyne cervicornis* DESMAREST, p. 327 (note infrapaginale 1).
- 1826, *Ergyne cornu-cervis* RISSO, t. V, p. 140, n° 194.
- 1881b, *Cepon portuni* KOSSMANN, p. 181-182, pl. XI, fig. 1-7.
- 1885, *Cepon portuni* CARUS, p. 453.
- 1887, *Portunicepon portuni* GIARD et BONNIER, p. 379, fig. 14.
- 1890, *Portunicepon cervicornis* GIARD et BONNIER, p. 379-380.
- 1900, *Portunicepon cervicornis* BONNIER, p. 272-274, fig. 47.

MATÉRIEL EXAMINÉ :

— Sur *Macropipus arcuatus* (Leach). — France : Golfe-Juan, 1 spécimen (R. B. coll.).

MORPHOLOGIE

FORME ADULTE.

Nous décrivons l'espèce d'après KOSSMANN (1881).

Femelle (fig. 10).

Céphalon ovalaire, avec les bords latéraux échancrés. *Lame frontale* non figurée. *Yeux* absents. *Antennules* triarticulées, *antennes* à cinq articles. *Maxillipèdes* et *bord postérieur* non décrits.

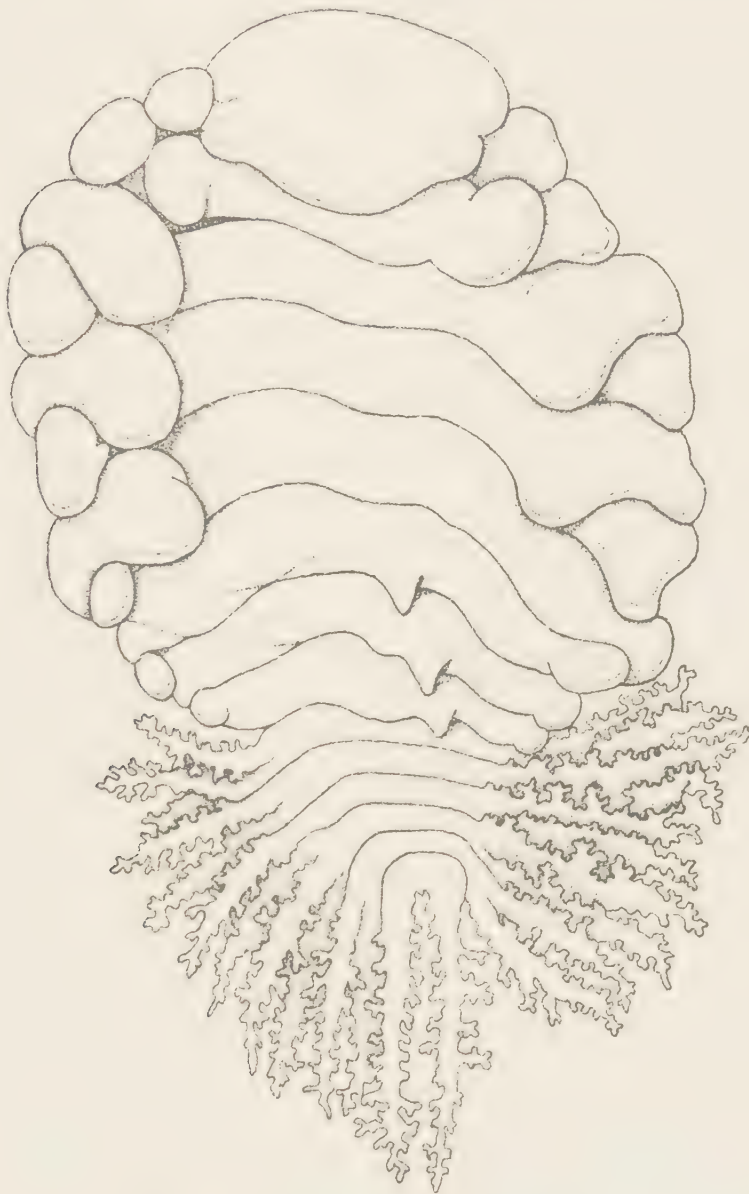


FIG. 10

Eryne cervicornis Risso. — ♀ adulte, face dorsale
(d'après KOSSMANN, 1881)

Péréion. — Premier segment étroit, entouré par les bosses latérales du second; ces dernières bien développées dans tous les somites. *Bord latéral* des segments très gonflé dans les thoracomères II à IV. *Bosses médio-dorsales* de taille médiocre présentes sur les trois derniers somites. *Oostégites* : le seul qui soit figuré est acuminé distalement et sans soies postérieures. *Péréiopodes* relativement petits, avec un fort basipodite et un propode minuscule.

Pléon. — *Plaques latérales* : cinq paires uniramées, de taille croissante. *Pléopodes* : cinq paires (très sûrement biramées). Exopodite sensiblement de même longueur que les lames pleurales. Endopodite non mentionné par KOSSMANN. *Uropodes* à peine plus longs que les cinquièmes plaques latérales. Les appendices du pléon portent des digitations latérales dichotomisées.

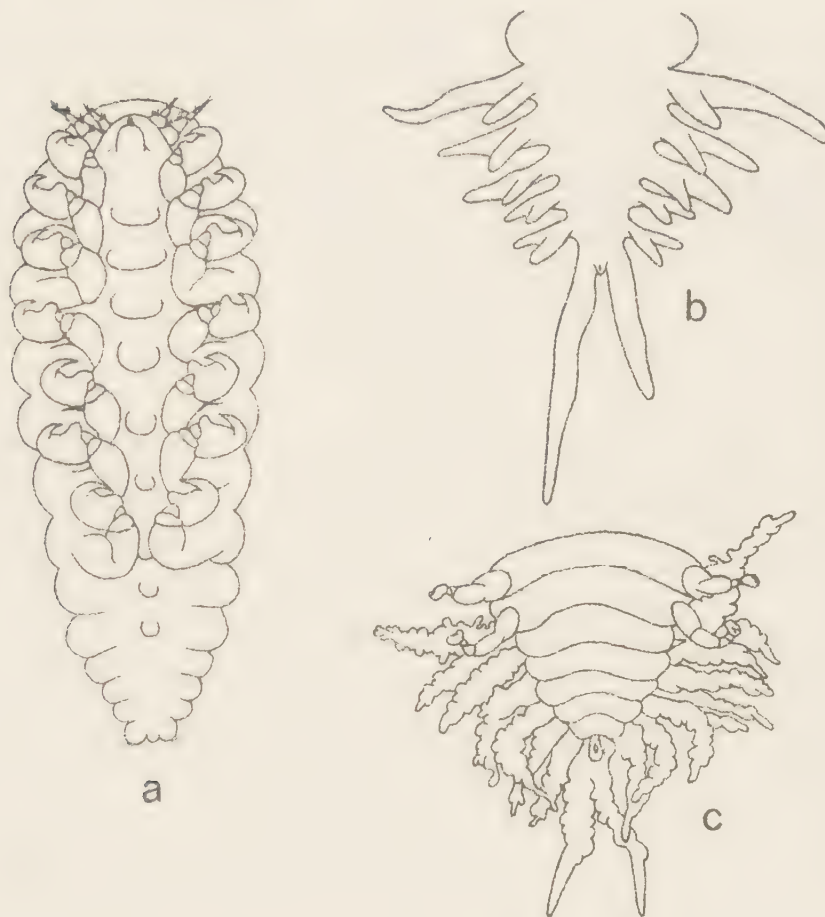


FIG. 11

Ergyne cervicornis Risso. — ♂ adulte : a, face ventrale.
♀♀ juvéniles : b-c, pléon, face ventrale (les trois figures d'après KOSSMANN, 1881).

Mâle (fig. 11, a).

Céphalon arrondi en avant, distinct du thorax en arrière. Yeux non représentés. *Antennules* triarticulées, *antennes* à cinq articles. *Maxillipèdes* rudimentaires.

Péréion. — *Péréiopodes* très robustes; le propode très développé montre une bosse saillante au bord inférieur; dactyle fort et aigu. Sept *tubercules médio-ventraux*.

Pléon avec un *tubercule médio-ventral* sur les deux premiers pléomères. Ni *pléopodes* ni *uropodes*, ces derniers seulement représentés par trois petites soies postérieures.

FORMES JUVÉNILES.

KOSSMANN (1881b) a également figuré trois ♀♀ juvéniles à différents stades de développement :

— chez la plus jeune (fig. 11, b), où les oostégites sont à peine indiqués, la première paire de plaques latérales est déjà très allongée; leur taille régresse sensiblement vers l'arrière, celle de l'exopodite des pléopodes diminue peu et dans le dernier segment abdominal, ces appendices sont de même longueur que les lames pleurales; les uropodes sont très longs;

— à un stade plus avancé (fig. 11, c), le premier oostégite est bilobé et les autres plaques marsupiales quadrangulaires; les appendices pléaux sont égaux et lobulés sur les bords; l'endopodite des pléopodes n'est pas encore paru; les uropodes font à peine le double de la longueur des cinquièmes plaques latérales;

— dans un spécimen encore plus évolué, les lames pleurales et les pléopodes sont digités, les bosses médio-dorsales non encore formées.

Le seul exemplaire de cette espèce que nous ayons récolté est une ♀ préadulte (oostégites se rejoignant sur la ligne médiane) de 5,3 mm de long. Ses caractéristiques sont les suivantes :

— Céphalon arrondi, sans fissure médiane, entouré d'une lame frontale large. Maxillipèdes (fig. 12, a) formant un lobe antéro-externe conique allongé. Bord postérieur (fig. 12, b) pourvu de deux paires de lamelles lisses, l'interne courte; la partie médiane est échancrée.



FIG. 12

Ergyne cervicornis Risso. — ♀ préadulte : a, maxillipède $\times 28$; b, bord postérieur du céphalon $\times 46$; c, 1^{er} oostégite, face ventrale $\times 19$; d, abdomen et bosses médio-dorsales thoraciques $\times 24$.

Premier oostégite (fig. 12, c) avec le lobe postérieur obtus; la cinquième paire avec une frange de poils courts. Les trois bosses médio-dorsales sont développées, surtout la dernière. Plaques latérales (fig. 12, d) de taille décroissante, les postérieures faisant environ le tiers des premières. Exopodite des pléopodes presque aussi long que les lames pleurales dans le premier segment,

deux fois plus long dans le dernier. Endopodite triangulaire et de taille décroissante. Uropodes faisant presque le double des cinquièmes exopodites. Tous les appendices du pléon (y compris les endopodites des pléopodes) avec des digitations simples, fines et nombreuses.

HÔTE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

— Sur *Macropipus arcuatus* (Leach). — Espagne : Cadaquès (R. ZARIQUIEY ALVAREZ, communication écrite). France : Nice (Risso, 1816), Golfe-Juan (R. B.). Italie : Naples (KOSSMANN, 1881; LO BIANCO, 1888).

STATISTIQUES D'INFESTATION

L'espèce ne doit pas être rare en certains endroits. Si LO BIANCO (1888) rapporte qu'il dut ouvrir quelques 10.000 Crabes avant de trouver le premier spécimen, il obtint ensuite 12 % d'individus infestés dans d'autres localités. A Cadaquès, le regretté Dr R. ZARIQUIEY ALVAREZ nous informait que durant l'hiver 1958-1959, les *M. arcuatus* portaient fréquemment un ou deux Épicarides dans leur cavité branchiale. L'absence de déformation de la carapace de l'hôte est peut-être cause qu'*E. cervicornis* soit si rarement signalé. Sur les côtes de Bretagne, nous n'avons cependant obtenu aucun parasite sur plus de 2.000 *Macropipus* ouverts.

III. Genre *SCYRACEPON* Tattersall, 1905

Ce genre infeste les Brachyours appartenant aux familles des Xanthidae et des Majidae de l'Indo-Pacifique et d'Afrique du Sud. Il est représenté sur nos côtes par l'espèce-type, *S. tuberculosa* Tattersall (1905).

La description de cette dernière présente une grave lacune en ce qui concerne le degré de développement de l'endopodite des pléopodes, non mentionné dans la diagnose. Faut de connaître ce caractère particulièrement important puisqu'il est considéré comme critère générique, NIERSTRASZ et BRENDER-À-BRANDIS (1929) ont dû placer *Scyracepon* dans l'une et l'autre alternative de leur clé : endopodite bien développé ou rudimentaire. Toutefois, dans les autres espèces du genre, ces appendices sont toujours réduits, en particulier chez *S. levis* Barnard (1940), très proche de la présente forme et parasite également d'une *Rochinia*, *R. hetwigi* Doflein, qui est peut-être une simple sous-espèce de *R. carpenteri* (Norman), hôte de *S. tuberculosa*. Aussi, par suite des très grandes affinités entre les deux Bopyridae et leurs hôtes respectifs, y-a-t-il de fortes probabilités pour que l'espèce-type soit pourvue d'endopodites rudimentaires. Nous admettrons donc la nouvelle diagnose générique de *Scyracepon* telle qu'établie par SHIINO (1936).

La longueur relative de ces derniers appendices et la présence de bosses médio-dorsales chez la ♀ placent le présent genre près de cinq autres Céponiens. Le nombre de ces bosses a longtemps été considéré comme le principal critère différentiel permettant de les séparer, mais ce caractère est dépourvu de valeur taxonomique comme le reconnaît SHIINO (1936) et ainsi qu'il sera démontré plus loin à propos de *Cancericepon* Giard et Bonnier.

Certains des genres apparentés sont toutefois faciles à distinguer : *Tylocepon* Stebbing (1904) par la bosse trifide du sixième segment thoracique, *Paracepon* Nz. et Br. Br. (1931) par les plaques latérales pratiquement lisses à la fois sur les bords et en surface (1). Ces appendices sont régulièrement festonnés dans trois des espèces de *Scyracepon*, mais seulement tuberculés dans les deux autres, tout comme chez *Merocepon* Richardson (1910) et *Cancericepon* Giard et Bonnier (1887). La segmentation incomplète de l'abdomen du ♂, qui est de règle dans toutes les formes de *Scyracepon*, permet alors de les reconnaître des autres genres voisins.

(1) Ce caractère n'est toutefois valable que s'il s'agit d'une ♀ adulte, mais la figure de l'holotype, *P. stebbingi* Nz. et Br. Br. (1931, fig. 80) laisse plutôt présumer que le spécimen n'était pas encore complètement mûr.

4. *SCYRACEPON TUBERCULOSA* Tattersall, 1905

RÉFÉRENCE.

1905, *Scyracepon tuberculosa* TATTERSALL, p. 36-37, pl. XI, fig. 9-12.

MORPHOLOGIE

1. Description

FORME ADULTE.

Nous reprendrons la description de TATTERSALL en la complétant des renseignements fournis par ses figures.

Femelle (fig. 13, a).

Mensurations. — Longueur sans les uropodes : 10 mm; largeur : 7 mm. Indice d'asymétrie : 13°.

Céphalon de forme elliptique, simple, non divisé en deux parties (la fig. 9 de TATTERSALL montre pourtant que la face dorsale de la tête est bilobée). *Lame frontale* bien développée, plus ou moins rabattue vers la tête. *Antennules, antennes, maxillipèdes et bord postérieur* non décrits.

Péréion. — Tel que figuré, le thorax montre quatre paires de *bosses latérales*, les troisième et quatrième plus importantes que les autres et ovalaires. *Bord latéral* des segments

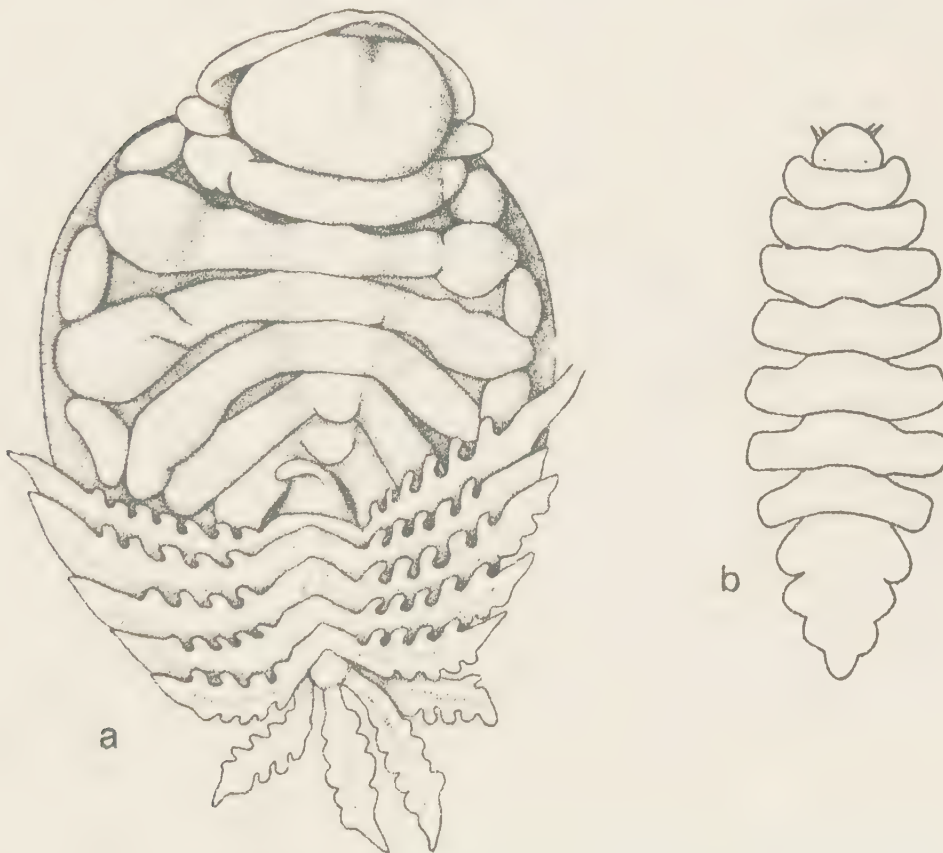


FIG. 13

Scyracepon tuberculosa Tattersall. — ♀ adulte : a, face dorsale.
♂ adulte : b, face dorsale (les deux figures d'après TATTERSALL, 1905).

surtout développé dans les somites II et III du côté déformé, ceux du premier péréonite en retrait par rapport aux bosses latérales. TATTERSALL note que les six segments postérieurs du péréon forment une carène médiane aiguë, mais seuls les trois derniers tergites portent une bosse médio-dorsale bien développée, notamment la dernière. *Oostégites* de la première paire non indiqués; l'auteur dit seulement que la cinquième a la moitié postérieure fortement tuberculée et montre une frange de soies sur le bord inférieur. *Péréiopodes* sans particularités notables, présentant deux sinuosités sur le bord inférieur du basipodite et une seule sur le bord supérieur; dans la figure II de TATTERSALL, le bord distal du carpe et du propode est plus accentué que d'ordinaire.

Pléon représenté avec cinq paires de *plaques latérales* de taille décroissante. *Pléopodes*. Cinq paires biramées diminuant également de longueur. *Uropodes* simples, un peu plus longs que les cinquièmes lames pleurales et les derniers pléopodes. Tous les appendices du pléon sont grossièrement digités sur un bord, l'autre montrant seulement de légères sinuosités.

Mâle (fig. 13, b).

Mensurations. — Longueur : 4 mm.

Céphalon semi-circulaire, beaucoup moins large que le premier segment thoracique dont il est distinct. Yeux présents, mais petits. *Antennules* et *antennes* triarticulées. *Maxillipèdes* non mentionnés.

Péréon avec les quatre segments postérieurs bien séparés. *Péréiopodes* de type ordinaire. Tous les segments pourvus d'un *tubercule médio-ventral*.

Pléon avec les trois premiers somites indiqués latéralement par des encoches profondes, les derniers fusionnés (dans la diagnose, il est dit cependant qu'ils sont distinctement segmentés). *Pléopodes* et *uropodes* absents, mais présence d'un *tubercule médio-ventral* sur les deux premiers pléonites.

2. Remarques systématiques

Les cinq espèces du genre *Scyracepon* sont très proches l'une de l'autre et par conséquent assez difficiles à séparer, d'autant plus que les anciennes descriptions, trop sommaires, ne permettent pas une comparaison bien approfondie.

Les diagnoses spécifiques mentionnent bien un degré de coalescence de l'abdomen du ♂ différent pour chaque forme; ainsi, *S. tuberculosa* Tattersall (1905) aurait trois segments libres; deux chez *S. levis* Barnard (1940); un sur *S. oceanicum* Shiino (1942, a); aucun dans *S. hawaiiensis* Richardson (1910), le premier pléonite étant seulement indiqué sur les bords; aucun également pour *S. quadrihamatum* Shiino (1942) mais les trois premiers bien indiqués latéralement. Ce caractère serait donc bien pratique pour l'identification des espèces s'il ne variait pas: malheureusement, chez *S. levis*, sur les deux ♂♂ examinés, l'un avait un seul segment de libre, l'autre aucun, et... BARNARD (1940) en figure deux !

Pour les ♀♀ adultes, on ne peut guère se baser sur d'autres particularités morphologiques que les bosses médio-dorsales (*S. quadrihamatum* est typique par la longueur de la septième) et sur les digitations des lames pleurales, mais la taille relative des appendices pléaux paraît aussi fournir des critères systématiques intéressants. *S. tuberculosa* semblerait, en effet, se distinguer de *S. oceanicum* et de *S. quadrihamatum* par ses plaques latérales régulièrement festonnées. Ces dernières sont à peu près identiques dans les deux autres *Scyracepon*, mais chez *S. hawaiiensis*, les uropodes font le double de la longueur des cinquièmes plaques latérales. En ce qui concerne *S. levis*, espèce se rapprochant le plus de la forme européenne, la dernière plaque latérale mesure le quart de la première et le dernier oostégite est lisse; chez *S. tuberculosa*, au contraire, cette lame pleurale atteint la moitié de la première et la cinquième paire de plaques marsupiales est tuberculée à la base; en outre, les digitations des appendices pléaux sont plus nombreuses dans la forme sud-africaine.

HOTE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Sur *Rochinia carpenteri* (Norman). — *Irlande* : cette espèce n'est encore connue que par les 4 ♀♀ adultes et le stade « phryxone » (non décrit) trouvés par TATTERSALL (1905) au large de Tearaght. *France?* : l'espèce semble avoir également été recueillie sur nos côtes par PÉREZ (1935) qui ne précise pas la localité.

APPENDICE

Étant donné l'étroite ressemblance de *S. tuberculosa* avec *S. levis*, il nous paraît utile d'indiquer brièvement pour l'espèce sud-africaine quelques caractères morphologiques ordinairement utilisés dans les diagnoses et non décrits par BARNARD (1940).

SEYRACEPON LEVIS Barnard, 1940. — Sur *Rochinia hetwigi* Doflein, Afrique du Sud (Coll. South African Museum).

Chez la ♀ adulte, les maxillipèdes (fig. 14, a) forment un lobe antéro-externe assez mince et sans soies; la portion supéro-interne est bombée. Le bord postérieur du céphalon (fig. 14, b) est divisé en deux éminences arrondies et deux paires de lamelles lisses sont présentes, l'externe plus longue et plus grosse que l'interne. Le premier oostégite (fig. 14, c) a la partie antérieure arrondie, l'inférieure grossièrement triangulaire; la crête interne montre deux digitations proximales.

Chez les ♂, nous avons déjà noté la variation observée dans la coalescence des somites pléaux, mais tous les segments sont indiqués par des incisions latérales; les figures 14 (d-e) montrent également les différences individuelles dans la largeur du corps et les proportions relatives de l'abdomen. Les deux premiers périopodes (fig. 4, 1) et les deux derniers sont plus petits que P3-P5; le bord inférieur du propode, du carpe et du mérus présentent chacun des groupes de squames assez particuliers.

Nous insisterons davantage sur la larve épicaridienne de *S. levis*, car ce stade larvaire n'a pas encore été décrit chez aucun *Seyracepon*.

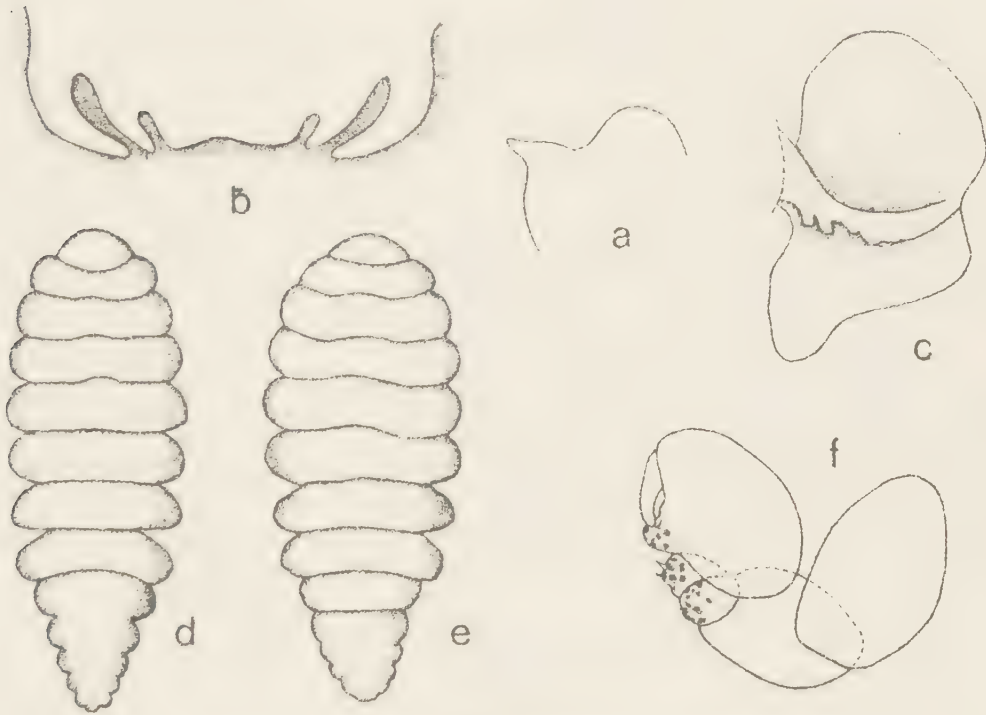


FIG. 14

Seyracepon levis Barnard. — ♀ adulte : a, bord supérieur du maxillipède; b, bord postérieur du céphalon; c, 1^{er} oostégite, face ventrale. ♂ adulte : d-e, face dorsale; f, 2^e périopode.

Stade épicaridien. — Longueur : 0,28 à 0,30 mm. Antennules comme toujours très difficiles à distinguer, paraissant constituées d'un article basilaire élargi sur lequel s'insèrent côte à côte deux petits articles allongés terminés par une soie et un troisième pourvu de plusieurs poils courts. Les deux premiers segments de l'antenne (fig. 15, a) peu distincts; le troisième et le quatrième sont forts; le flagellum comprend deux articles courts, le second muni de trois grosses dents obtuses et de deux très longues soies sétacées inégales; la surface des antennes (et des autres appendices) est recouverte d'un réseau compliqué d'épicuticule. Périopodes de type ordinaire, les deux derniers (1) plus minces avec le dactyle en « cuilleron ».

(1) C'est-à-dire P5 et P6, l'épicaridien des Épicarides ne possédant que six paires de périopodes.

Pléopodes (fig. 15, b) au nombre de cinq paires uniramées; le basipodite formant un lobe postérieurement acuminé porte deux soies courtes à son extrémité; dans la cinquième paire, la plaque basale est presque deux fois aussi grosse que dans le quatrième pléopode; tous les exopodites, allongés et rétrécis à la base, montrent trois longues soies plumées égales. Uropodes (fig. 15, c) biramés; plaque basale quadrangulaire; exopodite aussi long que l'endopodite, terminé par deux dents distales, plus une autre située plus haut sur le bord interne, près de laquelle prend naissance une longue soie sétacée; l'extrémité de l'exopodite est divisée en cinq dents et pourvue de deux longues soies semblables très inégales. Le dernier somite du pléon (fig. 15, d) est en « mosaïque » : cinq plaques médianes (les postérieures parfois scindées en deux) et sur chaque côté de la ligne médiane trois internes et quatre latérales; le bord antérieur du segment avec six plaques plus étroites et mal délimitées. Le tube anal dépasse légèrement la moitié de la longueur de l'endopodite des uropodes.

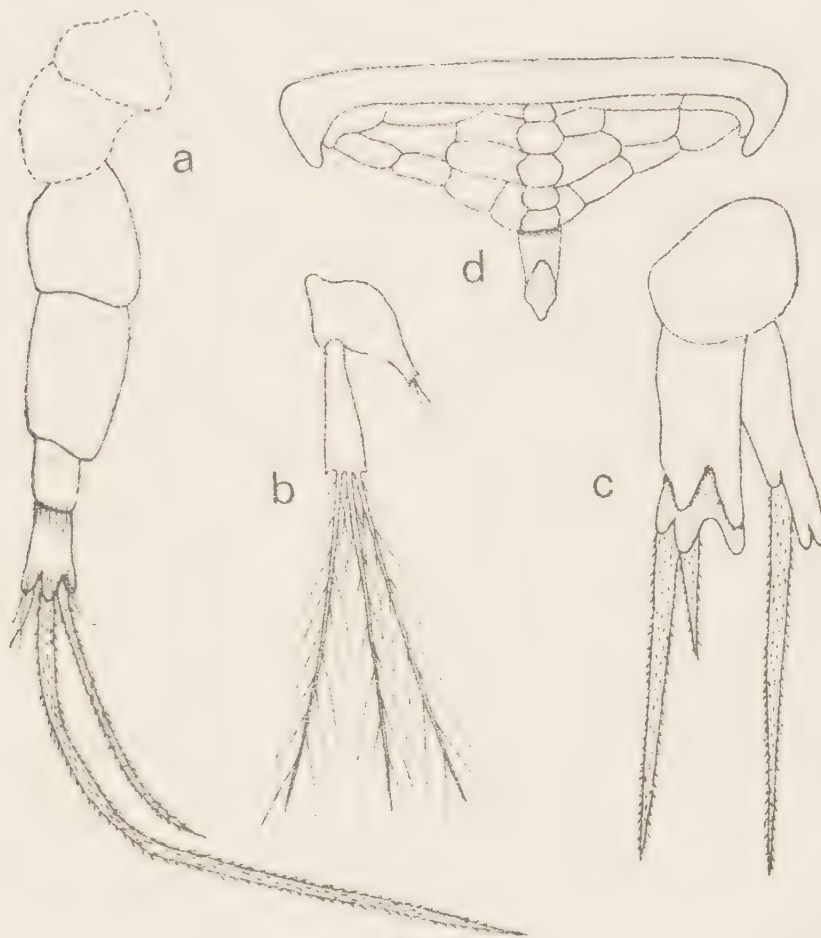


FIG. 15

Scyracepon levis Barnard. — Larve épicaridienne : a, antenne $\times 437$; b, pléopode $\times 630$; c, uropode $\times 652$; d, dernier segment abdominal, face dorsale $\times 545$.

IV. Genre *CANCRICEPON* Giard et Bonnier, 1887

Ce genre, parasite des Xanthidae (*Pilumnus* et *Xantho*), est essentiellement européen(1). Étant de loin le Céponien le plus commun sur nos côtes, il a fait l'objet de récoltes intensives et nous l'étudierons en détail, tant du point de vue morphologique que biologique.

(1) En plus des deux formes étudiées plus loin, un petit Céponien appartenant à ce genre a été trouvé par STEBBING (1910) sur *Pilumnus longicornis* Hilgendorf ? aux îles Amirante. Le mauvais état des spécimens ne lui a pas permis de dire s'il s'agit d'une troisième espèce.

Cancericepon G. et B. appartient à un petit groupe de six genres étroitement apparentés dont la ♀ présente aux pléopodes un endopodite rudimentaire et des bosses médio-dorsales. Le nombre de ces dernières et la tuberculisation des appendices pléaux ont été considérés, notamment par BONNIER (1900), NIERSTRÖM et BRANDER-À-BRANDIS (1931) et SHINO (1950) comme les principaux caractères génériques permettant de les séparer. Le précédent auteur a d'ailleurs établi une clé dans laquelle *Cancericepon* est seul à posséder quatre bosses dorsales et partage avec *Merocepon* Richardson le fait d'avoir des plaques latérales uniquement tuberculées sur les bords.

Ces deux caractères morphologiques, existant exclusivement dans la forme adulte, présentent toutefois une grande variabilité dans le genre *Cancericepon*.

a. Bosses médio-dorsales.

Ces bosses sont décrites par GIARD et BONNIER (1887) comme des saillies en crochet recourbées en arrière, de taille progressivement croissante et situées sur la partie médiane dorsale des quatre derniers somites du périon de la ♀ adulte. La courbure distale, la direction des pointes et leurs dimensions relatives peuvent, cependant, ne pas suivre cette définition; mais, c'est surtout dans le nombre même des prolongements médio-dorsaux que la variation s'avère la plus grande.

Le plus souvent, les bosses sont facilement reconnaissables. Vues de profil, elles font saillie par rapport aux segments antérieurs arrondis; dorsalement, leur pointe recourbée chevauche un peu le somite suivant. Mais, dans de nombreux cas, la convexité des tergites augmente de façon progressive de l'avant vers l'arrière et les bosses n'émergent plus comme précédemment; seules les dernières sont distinguées par leur crochet et il devient alors très difficile de dénombrer les autres et de dire s'il existe en tout quatre ou cinq bosses ou même six.

L'étude statistique de ce caractère a porté sur les ♀♀ ovigères de 50 *C. pilula* et 200 *C. elegans*; les résultats sont exprimés en pourcentage d'individus au tableau 2 et la figure 16 représente quelques exemples de la variation du nombre et de la forme des bosses à l'intérieur du genre.

	Nombre de bosses			
	2	3	4	?
	%	%	%	%
<i>C. pilula</i>	4	66	30	-
<i>C. elegans</i>	-	34	38	28

TABLEAU 2

Variation du nombre des bosses médio-dorsales de la ♀ adulte
dans le genre *Cancericepon*

Ces prolongements sont assez souvent mal définis chez *C. elegans*. Les cas où leur nombre n'a pu être précisé ont été classés dans la colonne « ? » : ils représentent 28 % des ♀♀ adultes. La présence des quatre bosses typiques se constate chez 38 % seulement des individus et le tiers des parasites n'a que trois bosses.

Chez *C. pilula* au contraire, les pointes médianes sont presque toujours bien caractérisées et facilement discernables, mais la plupart des spécimens, soit 66 % n'ont que trois bosses et le nombre générique est présent dans 30 % des cas; quelques ♀♀ ne possèdent même que deux prolongements médio-dorsaux.

b. Tuberculisation des appendices pléaux.

Les appendices du pléon se présentent sous forme de lamelles foliacées dont les bords sont fortement tuberculés, à l'exception de l'endopodite des pléopodes où ils sont presque lisses. La surface des plaques latérales et des pléopodes est également recouverte de protubérances

plus ou moins saillantes, arrondies, irrégulièrement disposées et parfois plusieurs sont fusionnées ensemble. Leur nombre et leur importance décroissent vers les somites postérieurs, et, sur les appendices des derniers segments ainsi que sur les uropodes, ils ne sont plus guères représentés.

Ces tubercules sont bien visibles chez *C. pilula*, mais ils existent aussi chez *C. elegans* où, à défaut d'indiquer explicitement leur présence, BONNIER (1900) les a nettement figurés à la figure 8 de sa planche VII. Toutefois, ils y sont généralement moins en relief que dans l'espèce précédente et peuvent facilement passer inaperçus, surtout chez les individus de petite taille où, dans bien des cas, seul l'examen à fort grossissement ou le traitement à la potasse permet de les distinguer.

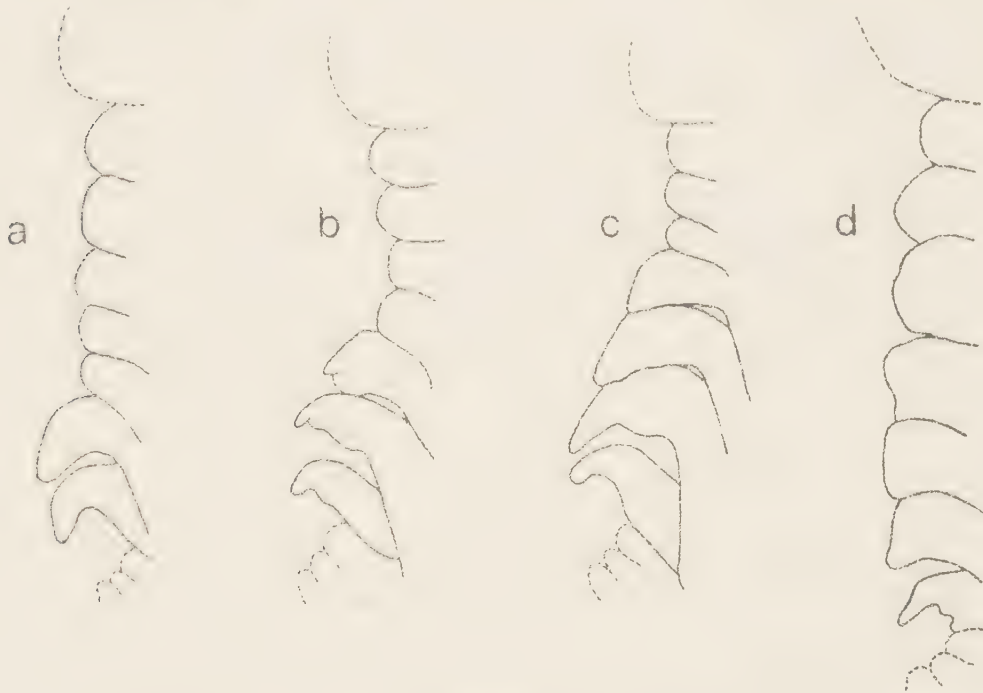


FIG. 16

Cancricepon elegans G. et B. — Variation du nombre et de la forme des bosses médio-dorsales chez la ♀ adulte, a-d, vue latérale.

On peut donc conclure que les deux critères choisis pour séparer les divers Bopyridae du groupe des *Cancricepon* sont dépourvus de la valeur taxonomique qui leur a été accordée parce que trop variables ou peu évidents. D'ailleurs, parlant de *Scyracepon*, SHIINO (1936) notait : « The present genus can not be distinguished from other genera of *Ione*-like Bopyrids by the number of the medio-dorsal process in the female ».

Il reste, cependant, toujours possible d'isoler ce genre de *Grapsicepon* Giard et Bonnier dont la ♀ présente des digitations caractéristiques sur le bord des appendices de l'abdomen, de *Tylacepon* Stebbing par la forme différente de la lame postérieure du céphalon et de *Scyracepon* Tattersall dont le ♂ possède un pléon incomplètement segmenté. Par contre, *Paracepon* Nierstrasz et Brender à Brandis et *Merocepon* Richardson, bien moins connus, ne s'en distinguent pratiquement pas, la description sommaire des génératypes pouvant tout aussi bien s'appliquer au genre *Cancricepon* (1).

(1) *Grapsicepon chaprae* Nz. et Br. Br. (1925) ressemble aussi beaucoup à ce genre, le seul caractère qui l'en écarte paraissant constitué par l'absence de tubercules médio-ventraux chez le ♂. Cette espèce se montre différente des autres formes de *Grapsicepon* par le développement de la lame frontale, les bosses ovarienues très importantes et les appendices pléaux seulement ondulés sur les bords. Il est donc douteux que le parasite appartienne au dernier genre auquel il a sûrement été inclus uniquement parce que la ♀ possède deux bosses médio-dorsales.

Il est donc souhaitable qu'une étude comparative de ces derniers parasites soit effectuée sur un matériel plus important, afin de vérifier s'il n'existe pas dans ces genres une variation identique à celle observée dans le précédent cas et de rechercher un caractère morphologique constant permettant leur séparation sur des bases plus solides.

LES ESPÈCES DU GENRE *CANCRICEPON*

Sous le nom de *Cepon elegans* et de *Cepon pilula*, GIARD et BONNIER (1886) ont signalé brièvement deux Épicarides branchiaux qu'ils avaient trouvés respectivement sur *Pilumnus hirtellus* Linné et *Xantho incisus* Leach (= *X. floridus* Montagu). Aucune description n'était donnée dans cette note préliminaire. L'année suivante, les mêmes auteurs publiaient leur importante monographie sur les Bopyriens dans laquelle ils créaient un genre nouveau pour leurs deux parasites, le genre *Cancricepon*, et s'étendaient longuement sur *C. elegans* qui leur servait constamment de base de comparaison avec les autres espèces du même groupe dans la partie morphologique. Ils en décrivaient et figuraient minutieusement le ♂, la ♀ adulte, un stade juvénile sous le nom de « femelle phryxoïde » ainsi que les stades larvaires épicaridien et cryptoniscien. En ce qui concerne *C. pilula*, aucune diagnose n'était donnée, aucun caractère spécifique indiqué; seul était figuré le ♂ adulte, représenté en vue dorsale (fig. 1, pl. II) avec agrandissement ventral du pléon (fig. 2, même planche). Ultérieurement, la thèse de BONNIER (1900) n'apportait aucun supplément d'information sur la dernière espèce.

A la suite de cette lacune, nous sommes obligés de rechercher dans l'unique représentation du ♂ de *C. pilula* les caractères sur lesquels se sont basés GIARD et BONNIER pour séparer cette espèce de *C. elegans*. Les seuls différences qui apparaissent entre les ♂♂ des deux *Cancricepon* sont les suivantes :

<i>C. elegans</i>	<i>C. pilula</i>
1. Cœcums hépatiques s'étendant jusque dans le deuxième somite pléal.	1. Cœcums hépatiques ne s'étendant pas au-delà du premier somite pléal.
2. Un tubercule ventral médian sur chacun des deux premiers somites du pléon.	2. Pas de tubercule sur les somites du pléon.
3. Pygidium garni sur les bords postéro-externes de deux bouquets de poils courts.	3. Pygidium garni sur les bords postéro-externes de deux bouquets d'écaillés saillantes.

Des trois particularités relevées, les deux premières ne peuvent être retenues :

1° On ne peut considérer comme caractère systématique valable la plus ou moins grande étendue d'organes internes tels que les cœcums hépatiques, guère visibles sur des spécimens conservés;

2° Quant à l'absence de tubercule sur l'abdomen du ♂ de *C. pilula*, elle est manifestement due à une omission, car il est bien précisé dans la diagnose du genre : « sur la ligne médiane ventrale... des deux premiers segments du pléon se trouve un gros tubercule médian ». De toute façon, ce caractère ne peut en aucun cas être considéré comme spécifique et encore moins générique puisque, ainsi que le note par ailleurs BONNIER, le nombre des bosses ventrales varie avec la taille du parasite; SHIINO (1958) a également relevé des différences numériques chez *Portunicepon goetici* Shiino.

3° La séparation des deux espèces reste donc fondée sur la seule ornementation du pygidium du ♂.

Soulignons que les auteurs ont créé cette dernière espèce d'après l'examen d'un spécimen unique et BONNIER (1900, p. 262) reconnaît ne pouvoir « en donner de caractères spécifiques bien nets », la seule chose qu'il puisse assurer étant que « la coupe générique est bien la même ». La création d'une nouvelle espèce sur des bases aussi fragiles était pour le moins risquée et l'on pouvait se demander si GIARD et BONNIER ne l'avaient pas établie uniquement en vertu de leur théorie de la « spécificité parasitaire » qu'ils voulaient absolue chez les Épicarides.

C'est la question posée par MOCCHET (1931) pensant, qu'en fait, *C. elegans* et *C. pilula* pourraient bien ne constituer qu'une seule et même espèce. Néanmoins, il était impossible de régler le problème sans entreprendre une étude comparative des deux parasites.

Ornementation du pygidium.

Le telson du ♂ de *C. elegans* (fig. 17), montre deux légers renflements situés postéro-latéralement et qui constitueraient, d'après BONNIER, les vestiges des uropodes. Ces petites éminences sont recouvertes d'écailles ornées de fins denticules très serrés au milieu desquels émergent trois épines relativement fortes; une quatrième, placée plus haut, marque la limite antérieure de la région squameuse.

Les variations individuelles sont minimales chez les grands spécimens mais chez les individus très jeunes, ces écailles sont beaucoup plus nettes, plus denses et les épines plus nombreuses; elles paraissent d'ailleurs varier avec la taille du ♂, diminuant à mesure que l'animal grandit (1).



FIG. 17

Cancericepon elegans G. et B. — Telson du ♂ $\times 692$.

Le pygidium des ♂♂ de *C. pilula* correspond entièrement à cette description et présente les mêmes variations liées à la taille. Il est donc probable que GIARD et BONNIER n'ont pas examiné leurs spécimens à un grossissement convenable, ce qui expliquerait qu'ils aient noté la présence d'écailles rugueuses uniquement sur *C. pilula* dont le ♂ est plus grand.

Ce résultat négatif ne prouve cependant pas l'identité des parasites, d'autres caractères, non remarqués par les deux auteurs, pouvant se révéler différentiels. La comparaison devait s'étendre à la morphologie et à la biométrie des deux formes supposées.

a. Morphologie.

Disons tout de suite qu'aucune différence importante n'a pu être décelée ni dans les diverses parties du corps ni dans les appendices des deux sexes, si ce n'est le nombre des bosses médio-dorsales et la tuberculisation des plaques latérales et des pécipodes des ♀♀ relatés plus haut. On peut toutefois noter que l'échancrure médiane du bord postérieur du céphalon est généralement un peu plus profonde chez *C. pilula* et des tubercules présents sur la lame

(1) Cette ornementation n'est d'ailleurs pas propre au telson; elle se retrouve aussi sur les épaulettes coxales thoraciques et sur le bord des autres somites pléaux, mais sur ces derniers, les écailles sont moins visibles et seulement un denticule ou deux font saillie latéralement.

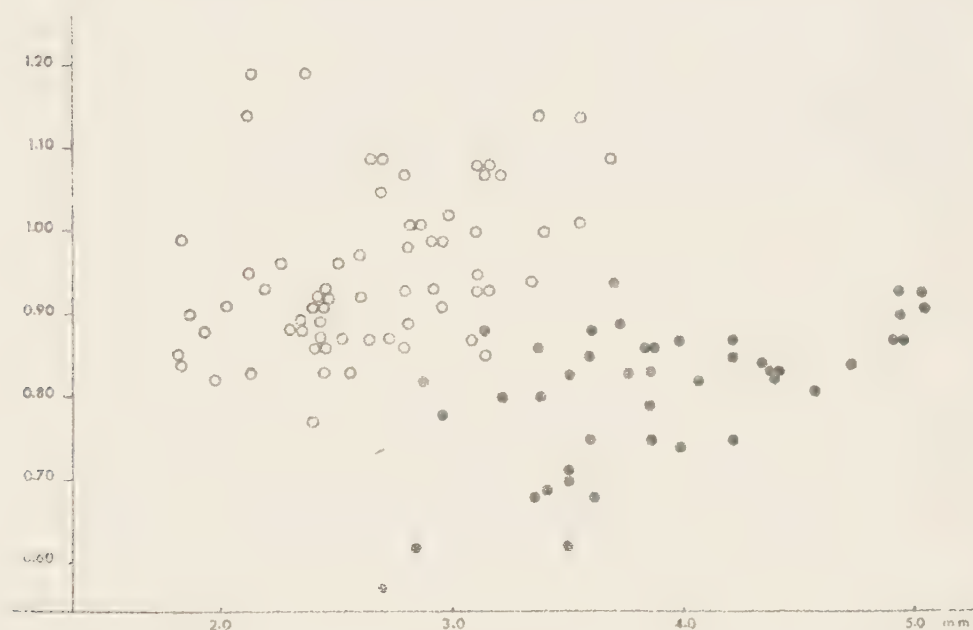
frontale et sur le quatrième costégite de cette espèce. Il y a également un écart sensible entre la taille des deux parasites, mais il est dû aux dimensions respectives de leur hôte. Les formes épicaridiennes et cryptonisciennes n'ont pas montré non plus de points de distinction appréciables.

b. Biométrie.

Mâles. — Les individus représentés à la planche II, figures 1 et 3 du travail de GIARD et BONNIER (1887) se distinguent entre eux par la largeur relative du corps, l'exemplaire de *C. pilula* étant allongé, avec un rapport L/l de 3,93 tandis que celui de *C. elegans*, beaucoup plus massif, n'a qu'un rapport de 2,97.

Supposant qu'un tel écart pourrait éventuellement constituer un critère spécifique, nous avons effectué des mesures sur les ♂♂ des deux espèces pour s'assurer s'il était constant. Il n'en est rien et les points figuratifs de l'une et l'autre forme se confondent en un nuage dont les limites se situent entre 2,67 et 3,80 sans être significativement séparés.

D'autres caractères biométriques ont également été recherchés, mais sans résultat positif.



GRAPHIQUE 1

Rapport L/l thoracique chez les 2 spp. de *Cancricepon*
(points blancs : *C. elegans* ; points noirs : *C. pilula*)

Femelles. — En examinant les ♀♀ de *C. pilula*, nous avons souvent remarqué qu'elles paraissaient relativement plus larges que celles de *C. elegans* et nous nous étions demandé si leur forme plus arrondie n'était pas un caractère qui ait frappé les inventeurs de l'espèce, d'où le nom imagé de *pilula* qu'ils lui auraient attribué. Quoi qu'il en soit, afin d'analyser cette caractéristique, des mensurations ont été faites sur la longueur du thorax comprise entre le bord supérieur du céphalon et le septième somite et sur la largeur au niveau des bosses ovariennes du troisième segment.

Les résultats obtenus à partir des rapports L/l du péréion figurés au graphique 1, mettent en évidence, chez *C. pilula*, un rapport nettement inférieur à celui des *C. elegans* de même taille, les ♀♀ adites de la première espèce étant proportionnellement plus élargies. Toutefois, la séparation biométrique des deux parasites n'apparaît que par l'étude d'un ensemble d'individus et la superposition des points observée chez quelques spécimens rend leur distinction impossible à partir d'un seul exemplaire.

Conclusions.

Il ressort de ce qui précède que les différences entre les deux formes sont somme toute minimales et portent uniquement sur des caractères dont il est plausible d'attribuer la variation à la nature différente des hôtes qui en seraient la cause indirecte. La cavité branchiale qui abrite le parasite peut fort bien constituer, nous semble-t-il, le facteur dynamique des légères modifications morphologiques et biométriques observées.

Les *Pilumnus* offrent un espace relativement restreint aux Bopyridae qui les infestent : aussi, les *Cancricepon* n'atteignent-ils jamais une grande taille; le volume des œufs dans le marsupium au moment de la ponte réduit encore l'emplacement disponible, d'où l'origine du nombre élevé de bosses médianes qui résultent du repli latéral et longitudinal des somites thoraciques ainsi que la diminution de la largeur, l'animal étant obligé de se replier sur lui-même. Les *Xantho*, au contraire, font bénéficier leur parasite d'un espace plus vaste; le repliement du *Cancricepon* est moins accusé, donc moins de bosses et une largeur dorsale plus grande. La tuberculisation plus apparente des appendices pléaux pourrait provenir simplement du fait que ces derniers sont plus développés, en proportion avec les dimensions du corps qui est plus grand.

Il nous faut cependant reconnaître qu'il ne s'agit là que d'une hypothèse. Malgré les présomptions apportées par le résultat négatif de cette étude comparative en ce qui concerne la morphologie des parties du corps peu susceptibles d'être modifiées sous l'influence indirecte de l'hôte, il ne peut être conclu en toute certitude que les deux formes sont identiques. Seule l'expérimentation, en infestant indifféremment leurs hôtes à partir de larves cryptonisiennes obtenues en élevage, pourrait apporter la preuve absolue de leur conspécificité. N'étant pas en mesure d'apporter cet argument décisif et compte tenu des différences biométriques qui apparaissent généralement chez les ♀♀ adultes, nous pensons préférable de conserver provisoirement le *statu quo* et de continuer à considérer les *Cancricepon* des *Pilumnus* et des *Xantho* comme des espèces distinctes.

5. *CANCRICEPON ELEGANS* Giard et Bonnier, 1887

RÉFÉRENCES :

- 1886, *Capon elegans* GIARD et BONNIER, p. 44 (*nomen nudum*).
1887, *Cancricepon elegans* GIARD et BONNIER, p. 17-56, pl. I, fig. 1-8; pl. II, fig. 3-9; pl. III, fig. 1-13.
1900, *Cancricepon elegans* BONNIER, p. 257-262, pl. V, fig. 1-14; pl. VI, fig. 1-8; pl. VII, fig. 1-9.
1926, *Cancricepon elegans* NIERSTRASZ et BRENDER-À-BRANDIS, p. 28, fig. 73-75.
1927, *Cancricepon elegans* KUKENTHAL, fig. 796, 1-4; 797, 1-3.
1933, *Cancricepon elegans* LAMEERE, fig. 414, 416-419.

MATÉRIEL EXAMINÉ.

Sur *Pilumnus hirtellus* (Linné). — Grande-Bretagne : 1 spécimen, The Wash, Norfolk (R. Hamond coll.). France : 240 spécimens, Roscoff; 133 spécimens, Rade de Brest; 11 spécimens, les Glénans; 819 spécimens, Baie de Quiberon; 31 spécimens, Bassin d'Arcachon; 11 spécimens, Guéthary (R. B. coll.).

MORPHOLOGIE

1. Description

FORME ADULTE.

Spécimen de référence : ♀ + ♂ sur *P. hirtellus* ♀ de 9,4 mm de largeur céphalothoracique, cavité branchiale droite, Roscoff.

Femelle (fig. 18).

Mensurations. — Longueur sans les uropodes : 4,2 mm; largeur au troisième segment thoracique : 3,4 mm; longueur du pléon : 0,9 mm. Indice d'asymétrie : 14°.

Céphalon divisé sur la face dorsale en deux gros lobes hémisphériques par une incisure médiane. *Lame frontale* entourant la partie antérieure de la tête, lamelleuse et relativement large. *Yeux* non distincts. *Antennules* triarticulées, *antennes* à cinq articles. *Maxillipèdes* avec palpe pourvu de soies courtes. *Bord postérieur* présentant deux paires de lamelles lisses et effilées, atteignant presque la ligne médiane, l'externe plus longue que l'interne; la partie centrale est légèrement échancrée.



FIG. 18

Cancepon elegans G. et B. — ♀ adulte, face dorsale $\times 27$.

Péréion. — Premier segment profondément encastré dans le second; les deux suivants sont de plus en plus larges, les derniers s'amincissent progressivement. *Bosses latérales* relativement peu importantes et seulement visibles sur les quatre premiers somites. *Bord latéral* des segments II à IV très gonflé, formant d'énormes bosses; il est arrondi dans les derniers tergites. *Bosses médio-dorsales* présentes sur les quatre segments postérieurs, augmentant d'importance vers l'arrière, la dernière aiguë et dirigée vers le bas. *Oostégites* (fig. 19, a-e). Première paire avec la partie antérieure arrondie, l'inférieure triangulaire et sans lobe distal défini; la crête interne montre quelques tubercules sur son bord proximal. Les autres plaques

marsupiales augmentent d'importance jusqu'à la quatrième paire; leur bord postérieur, régulièrement arrondi (deuxième) ou triangulaire (troisième et quatrième) est cilié; la cinquième paire, plus petite et subquadrangulaire, porte des tubercules sur la moitié postérieure de la face dorsale; les soies sont plus allongées vers la base de l'appendice. *Périopodes* (fig. 20, a-g) augmentant de grosseur jusqu'à P4, diminuant ensuite; les trois derniers montrent une ou deux bosses sur le bord inférieur du basipodite.



FIG. 19

Cancricepon elegans G. et B. — ♀ adulte : a-e, oostégites 1 à 5 $\times$ 9; f-j, plaques latérales et pléopodes de la 1^{re} à la 5^e paire $\times$ 28; k, uropodes $\times$ 28.

Pléon. — *Plaques latérales* (fig. 19, f-j). Cinq paires uniramées, de taille décroissante, foliacées et fortement tuberculées sur les bords. *Pléopodes*. Cinq paires biramées; exopodite de forme identique, diminuant légèrement de taille quoique graduellement plus long que les lames pleurales; endopodite triangulaire, très court et peu tuberculé. *Uropodes* (fig. 19, k) simples, semblables aux cinquièmes exopodites qu'ils dépassent légèrement. Les segments abdominaux sont lisses sur les deux faces.

Mâle (fig. 21, a).

Mensurations. — Longueur : 1,6 mm; largeur au quatrième segment thoracique : 0,5 mm; longueur du pléon : 0,5 mm.

Céphalon légèrement échancré sur le bord antérieur, distinct du périéon. **Yeux** présents. **Antennules** (fig. 21, b) triarticulées. **antennes** quadriarticulées. **Maxillipèdes** absents.

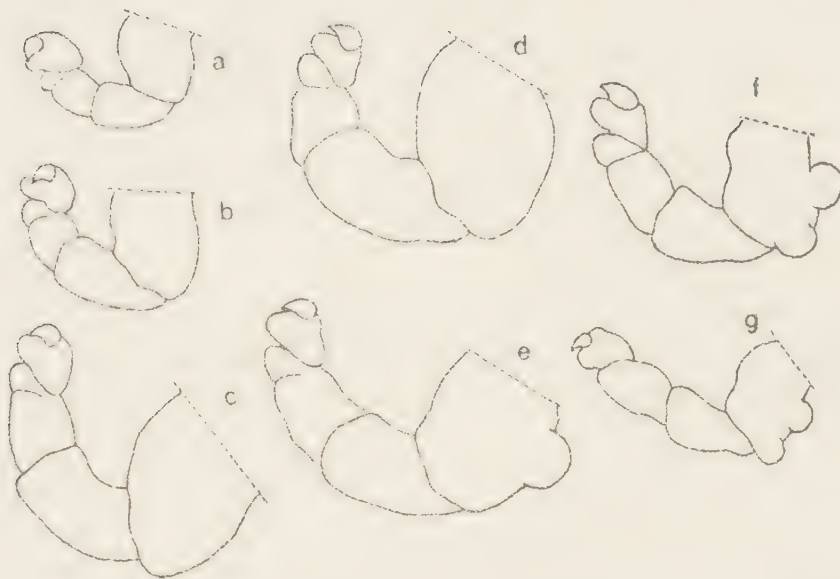


FIG. 20

Cancricepon elegans G. et B. — ♀ adulte : a-g, péréiopodes 1 à 7 $\times 65$.

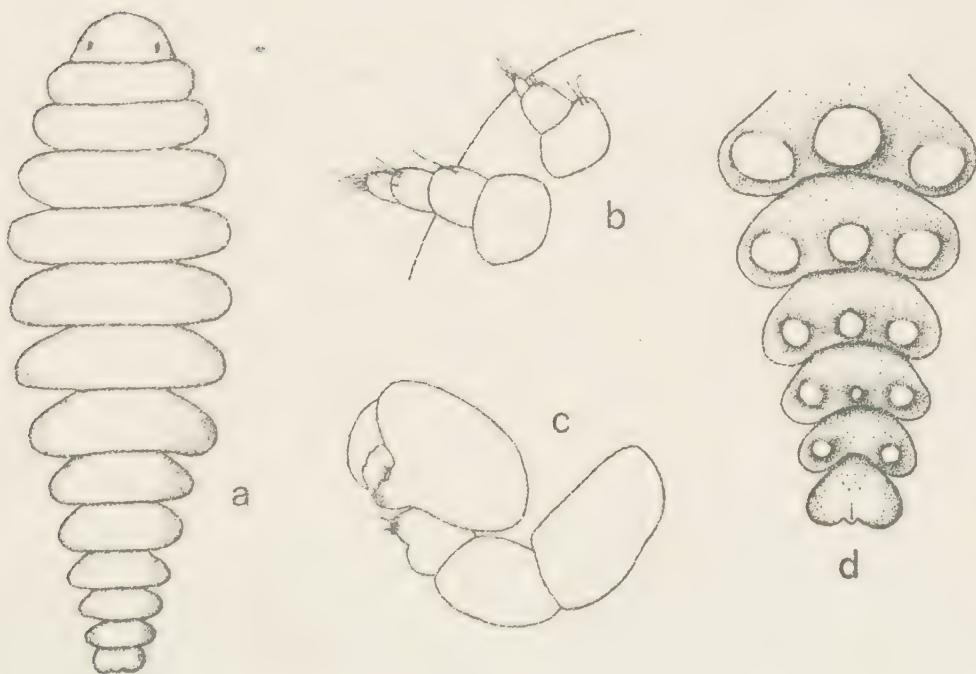


FIG. 21

Cancricepon elegans G. et B. — ♂ adulte : a, face dorsale $\times 54$;
b, antenne et antennule $\times 233$; c, péréiopode $\times 221$; d, pléon, face ventrale $\times 109$.

Péréion. — Tous les somites bien séparés les uns des autres. *Péréiopodes* (fig. 21, c) semblables en taille et en structure; le mérus forme une éminence sur le bord inférieur; le carpe présente un denticule distal; le propode, très robuste, est orné de tubercules squameux et d'une petite épine sur son bord inférieur; le dactyle est fort avec deux petites soies proximales. *Tubercules médio-ventraux* squameux présents sur chacun des péréionites, le premier petit et peu distinct, les autres de plus en plus gros jusqu'au cinquième, diminuent ensuite d'importance.

Pléon (fig. 21, d). Cinq paires de *pléopodes* tuberculiformes de grosseur décroissante. *Uropodes* manquants; le bord postérieur du pléon forme deux lobes séparés par l'échancrure anale qui sont munis de quelques petites épines et écailles squameuses.

FORMES LARVAIRES.

C. elegans est le seul Céponien dont on connaisse la morphologie des deux stades larvaires. Nos larves s'accordent dans leurs caractères principaux, avec les descriptions et les figures de GIARD et BONNIER (1887) et BONNIER (1900); elles s'en écartent, toutefois, par certains détails. Les légères différences relevées intéressent surtout les soies; elles sont probablement dues à ce que ces auteurs n'ont pas poussé assez loin leur examen, ce que rien d'ailleurs ne justifiait à leur époque.

Épicaridien.

Longueur : 0,23 à 0,25 mm.

Céphalon. — *Antennules* paraissant composées d'un article basilaire élargi sur lequel sont insérés trois petits articles terminés par des poils. *Antennes* (fig. 22, a). Les deux premiers segments pédonculaires très courts, les suivants plus allongés, le quatrième portant deux courtes soies sur le bord interne; les articles du flagellum sont très réduits, surtout le deuxième qui se termine par deux denticules aigus et deux longues soies sétacées.

Péréion. — *Péréiopodes* (fig. 22, b) semblables avec une épine au bord supérieur du mérus et une dent bifide (?) à l'extrémité distale du carpe; le propode massif présente trois dents trifides (?) dans l'échancrure inférieure; le dactyle est long, simple et aigu.

Pléon. — *Pléopodes* (fig. 22, c). Cinq paires uniramées. Plaque basale formant une avancée postéro-interne triangulaire terminée par une petite soie plumeuse; ce lobe est plus important dans la cinquième paire. Exopodite, allongé et rétréci à la base, porte trois longues soies plumeuses. *Uropodes* (fig. 22, d). Plaque basale avec le bord postéro-interne arrondi, l'externe acuminé. Exopodite terminé par deux dents latérales inégales et une longue soie; l'endopodite est de même taille que la rame interne et présente distalement deux dents et deux grandes soies de longueur différente. *Pygidium* sans ornementation en « mosaïque » apparente.

Tube anal s'étendant jusqu'à l'extrémité de l'exopodite des uropodes.

Cryptoniscien.

Longueur : entre 0,63 et 0,82 mm (avec un rapport moyen L/l corps de 3,3).

Céphalon régulièrement arrondi en avant. *Yeux* présents. *Antennules* non contiguës (fig. 23, a). L'article basal spinulé sur le bord postérieur porte deux poils dans sa partie supérieure et trois plus petits dans sa partie inférieure; le deuxième article présente trois à quatre poils à son bord supéro-externe et un seul sur le bord externe, la région inférieure montre quelques tubercules émoussés; le troisième segment, en partie caché par le précédent, a son bord inférieur frangé de longues soies serrées, apâtées et ne s'éfilant pas à leur extrémité; il se termine antérieurement par deux petits articles dont l'inférieur est environ trois fois plus long que l'autre et montre deux soies s'insérant à son tiers proximal et trois soies distales; le petit lobe n'en a que deux à son extrémité. *Antennes* (fig. 23, a). La partie basale, plus large que le fouet, comprend quatre segments dont les deux derniers, de taille identique, sont aussi longs que les premiers réunis et portent chacun trois petites soies côte-à-côte à leur extrémité distale. Le flagellum se compose de quatre articles, le deuxième est un peu plus court que les autres et le quatrième plus mince; tous se terminent par deux soies recourbées; le dernier ayant, en outre, deux autres soies médianes dont la longueur est à peu près équivalente à celle des deux derniers segments réunis.

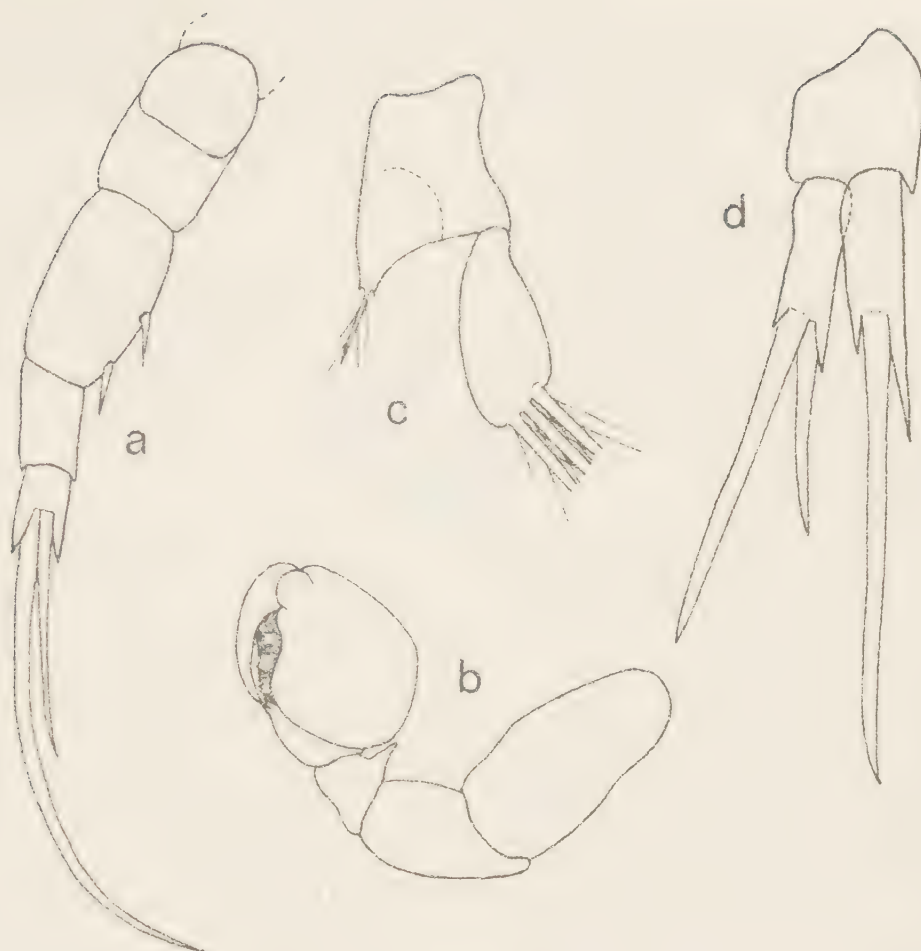


FIG. 22

Canericepon elegans G. et B. — Larve épicaridienne : a, antenne $\times 490$;
b, péréopode $\times 654$; c, pléopode $\times 889$; d, uropode $\times 765$.

Péréion. — Épaulettes coxales non dentées. **Péréopodes** (fig. 23, b). Les sept paires sont de structure similaire; mérus avec une sorte de denticule sur son bord antérieur et une soie postérieure; carpe terminé par une dent bifide et une petite soie en arrière; propode fort de forme plutôt allongée avec deux dents bi ou trifide (?) présentant une grande analogie avec celles décrites par CAULLERY et MESNIL (1901) chez la larve cryptoniscienne d'*Hemioniscus balani* (Buchholz) et qui se retrouvent d'ailleurs dans toutes les larves des Épicarides à ce stade; le dactyle se termine par un ongle aigu précédé d'un poil court.

Pléon. — Saillies médio-ventrales en épines acérées. **Pléopodes** (fig. 23, c) : cinq paires. L'article basilaire, de forme quadrangulaire, porte deux soies inermes sur le bord interne et cinq soies plumeuses à l'angle postéro-interne. L'exopodite est terminé par six soies également plumeuses, sauf l'externe par ailleurs beaucoup plus petite que les autres; dans la cinquième paire, l'endopodite possède seulement deux soies et l'exopodite en a une en moins. **Uropodes** (fig. 23, d). La seule ornementation de la plaque basale consiste en un denticule allongé placé sur le bord postéro-externe. L'exopodite, deux fois plus grand que l'endopodite, se termine par deux fortes dents et une très longue soie médiane; il en est de même pour la rame interne, mais la soie médiane est beaucoup moins développée et l'on remarque de plus un petit groupe de quatre à cinq poils courts prenant naissance dans la région antéro-interne. **Pygidium** (fig. 23, e) cordiforme.

FORMES JUVÉNILES.

Plutôt que de donner une description détaillée de chacun des stades évolutifs, il paraît préférable de définir brièvement les principaux caractères morphologiques permettant de repérer une série d'étapes dans la croissance de *C. elegans*.

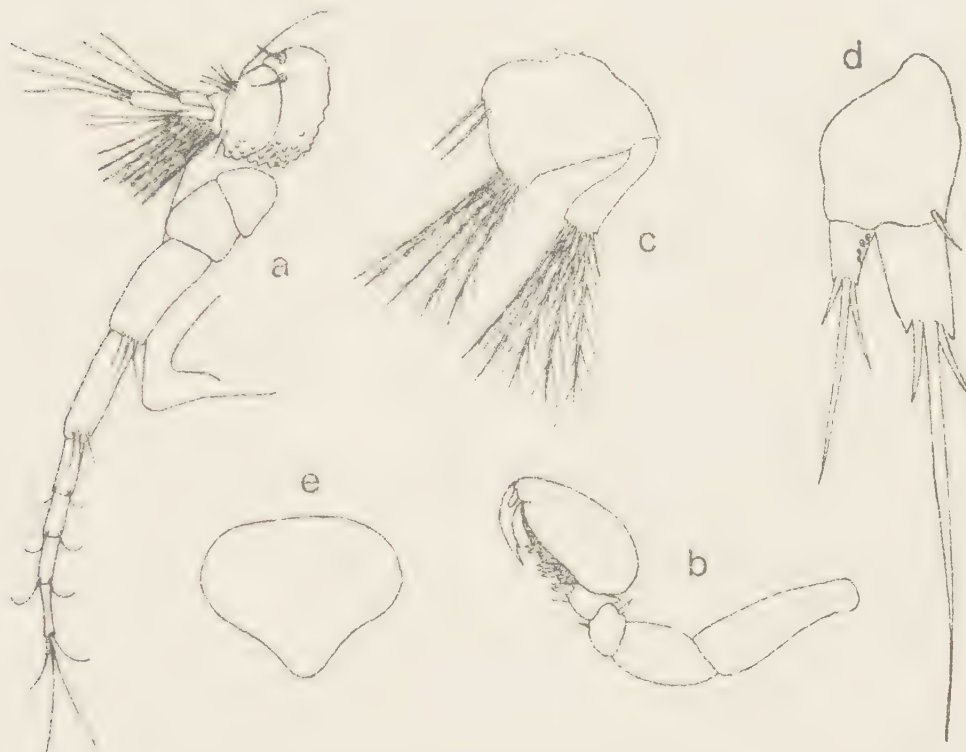


FIG. 23

Concricepon elegans G. et B. — Larve cryptoniscienne : a, antenne et antennule $\times 371$; b, péréiopode $\times 371$; c, pléopode $\times 412$; d, uropode $\times 454$; e, pygidium $\times 426$.

Si toutes les parties du corps de la ♀ subissent une évolution simultanée, leur croissance est très allométrique : le développement du pléon précède celui du péréon et du céphalon. On peut donc considérer deux phases distinctes et successives dans le processus évolutif du parasite.

1. Phase de croissance abdominale.

Elle se manifeste par l'élargissement progressif de l'ensemble du pléon en même temps que les pléopodes se constituent à partir d'un bourgeon unique ; l'exopodite s'allonge plus vite que l'endopodite et arrive à dépasser la longueur des plaques latérales dans les derniers segments. Les uropodes sont individualisés dès le début.

2. Phase de croissance céphalothoracique.

Il y a peu de développement dans la partie antérieure du corps au cours de la croissance pléale. Toutefois, les maxillipèdes et les oostégites existent déjà à l'état rudimentaire dès la mue bopyrienne. Cette phase est caractérisée par l'apparition de la lame frontale, la formation des deux paires de lamelles au bord postérieur du céphalon, celle du céphalogaster dorsal et par la constitution d'un vaste marsupium qui sera complètement fermé chez l'adulte. Simultanément apparaissent et se développent les bosses médio-dorsales et ovariennes ainsi que les plaques coxales.

C'est durant cette phase que s'effectue la tuberculisation des appendices pléaux et que se modifie la position des premiers somites abdominaux : jusqu'ici perpendiculaires par rapport à l'axe du corps, ils se redressent alors vers le péréion.

Tant pour la compréhension de l'évolution de *C. elegans* que pour l'interprétation des données sur son éthologie, il était indispensable d'établir une série d'étapes morphologiques. Le plus ou moins grand degré de développement du pléon et du marsupium peut servir de base pour définir 6 stades évolutifs. Le tableau 3 en détermine les caractères les plus visibles.

Stade	Pléon	Oostégites
1	Pléopodes représentés par un bourgeon unique.	
2	Exopodite et endopodite distincts et sub-égaux.	Peu visibles à l'état de protubérances longitudinales.
3	Exopodite nettement plus long que l'endopodite.	
4	Plaques latérales relevées vers le péréion; tuberculisation des appendices pléaux.	Sous forme de plaques triangulaires n'atteignant pas la ligne médiane.
5		Oostégites opposés se touchant plus ou moins.
6		Se recouvrent pour constituer un marsupium complètement fermé.

TABLEAU 3

Canceripeon elegans. Définition des stades évolutifs de la ♀

Céphalon. — La lame frontale commence à devenir évidente à partir du stade 5, dès le stade précédent dans quelques cas; à l'état adulte, elle forme une large bordure foliacée autour du céphalon, ayant conservé la dépression médiane déjà présente avant sa formation chez les individus les moins évolués. Par suite du développement de cette lame, les antennes et les antennules dont l'extrémité distale était jusqu'ici visible sont alors complètement cachées en vue dorsale; la fissure médiane dorsale qui divise la tête en deux lobes symétriques (céphalogaster) apparaît aussi au stade 5. C'est à ce moment que s'ébauchent les lamelles du bord postérieur, les externes faisant saillie les premières; chez certains individus, toutefois, leur forme définitive peut être déjà acquise. Peu distincts au premier stade dans lequel ils ont la grosseur des maxilles (et seulement rendus apparents après traitement approprié des spécimens), les maxillipèdes se présentent comme deux petites lames hémisphériques dans le stade 2; ils s'allongent ensuite au stade suivant où leur partie supérieure subit une sorte d'étranglement, origine de la lame antéro-externe (palpe) qui s'accroît encore dans le stade 4, époque à laquelle leur extrémité distale peut parfois atteindre les antennes; on distingue alors la partie postéro-externe (épipodite) nettement individualisée. Au stade suivant, le palpe se rétrécit et a l'aspect d'une lamelle pourvue de soies courtes; chez l'adulte, le bord antéro-interne cilié est concave.

Péréion. — Les bosses médio-dorsales se forment au stade 5, mais souvent la dernière est nettement caractérisée dès le stade précédent; c'est elle qui apparaît en premier. Il est déjà parfois difficile de les compter, mais ordinairement le nombre générique de quatre est présent. Les bosses ovariennes et latérales sont définies au stade 4. Les premières augmentent peu à peu d'importance pour devenir énormes sur les segments II à IV chez les ♀ adultes.

Difficilement distingués sur les individus au stade 1, si ce n'est après adréparation spéciale, les oostégites apparaissent sous forme de minuscules bourrelets longitudinaux peu pro-

éminents placés près des péréiopodes. Au stade 2, ils sont mieux visibles, mais leur dimension n'atteint encore que le quart de la largeur des segments thoraciques. De plus en plus apparents au stade 3 où leur taille s'est accrue et occupe la moitié de la largeur des somites, ils sont nettement différenciés au stade 4, sous forme de plaques grossièrement triangulaires dont les troisième et quatrième paires sont déjà comparativement plus grandes que les autres. Ils s'allongent et se recouvrent quelque peu dans le stade 5 où les indentations marginales postérieures sont alors visibles, mais leur développement complet ne sera atteint que dans le dernier stade où la superposition des plaques marsupiales formera une cavité incubatrice parfaitement close.

Les péréiopodes sont tous constitués sur le même type pendant les quatre premiers stades et leur croissance régulière ne présente rien de bien particulier si ce n'est que leur taille relative augmente progressivement jusqu'aux P4 ou P5 pour diminuer ensuite dès le premier stade. A partir du stade 5, ces appendices présentent le début de deux modifications importantes : d'une part, les proportions du propode comparativement à celles du carpopodite diminuent assez sensiblement; d'autre part, on assiste à la formation, encore ébauchée, d'une gibbosité sur le bord du carpopodite de la dernière, quelquefois aussi de la sixième, qui seront particulièrement caractéristiques quand la ♀ sera adulte. Chez les individus mûrs, les péréiopodes comprennent, en effet, outre la coxa, non différenciée qui se confond avec le tégument, un fort basis de forme variable selon la position des pattes; subquadrangulaire, surtout élargi dans P3 et P4, leur bord interne, jusque là rectiligne, montre une légère sinuosité qui aboutit à une forte bosse postéro-antérieure dans P5; une seconde gibbosité, située distalement apparaît dans les deux dernières paires. L'ischion, toujours le plus long, ne présente rien de spécial. Les deux articles suivants sont soudés ensemble, mais une faible dépression délimite le mérus et le carpe, ce dernier formant une protubérance sur son bord inférieur. Le propode a maintenant des dimensions relativement réduites et possède une excroissance identique à celle du carpe, sur laquelle se distinguent souvent une ou deux épines. Il se termine par un dactyle en forme de griffe, relativement court. La squamosité qui recouvrait la majeure partie de la cuticule dans ces appendices aux stades antérieurs, ne subsiste plus guère à présent que sur les saillies.

L'écart observé dans les proportions relatives des péréiopodes dès le premier stade se trouve accentué dans la forme adulte, où les P4 font environ le double des premiers. Une certaine relation apparaît entre les dimensions de ces appendices et l'asymétrie du *Cancericepon*, les paires moyennes étant comparativement un peu plus grosses du côté déformé. A titre d'indication, nous donnons l'ordre de grandeur des péréiopodes d'une ♀ de 4,3 mm, les P1 étant pris comme référence (tableau 4), tout en soulignant quelques variations dans les tailles relatives selon les individus.

	Péréiopodes						
	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7
Côté non déformé.....	1,0	1,1	1,6	1,7	2,1	1,7	1,3
Côté déformé.....	1,0	1,2	1,7	2,0	2,0	1,9	1,2

TABLEAU 4

Cancericepon elegans. Taille relative des péréiopodes chez une ♀

Pléon (fig. 24, a-e). — Chez le premier stade post-larvaire ou *bopyridium* résultant de la mue du cryptoniscien, l'abdomen de la jeune ♀ possède encore un aspect très proche de celui de la larve. Mais, dès le stade 2, le pléon contraste déjà avec la partie céphalothoracique par sa largeur plus grande.

La première paire de *plaques latérales*, perpendiculaire à l'axe du corps ou légèrement inclinée vers la partie postérieure dans les trois premiers stades, se redresse vers le péréion dans le stade 4 (quelquefois dès le précédent). En même temps leur extrémité atteint le niveau du cinquième somite thoracique; leur allongement se poursuit dans le stade ultérieur et de nombreux spécimens adultes ont leur première paire qui se prolonge distalement jusqu'au troisième segment.

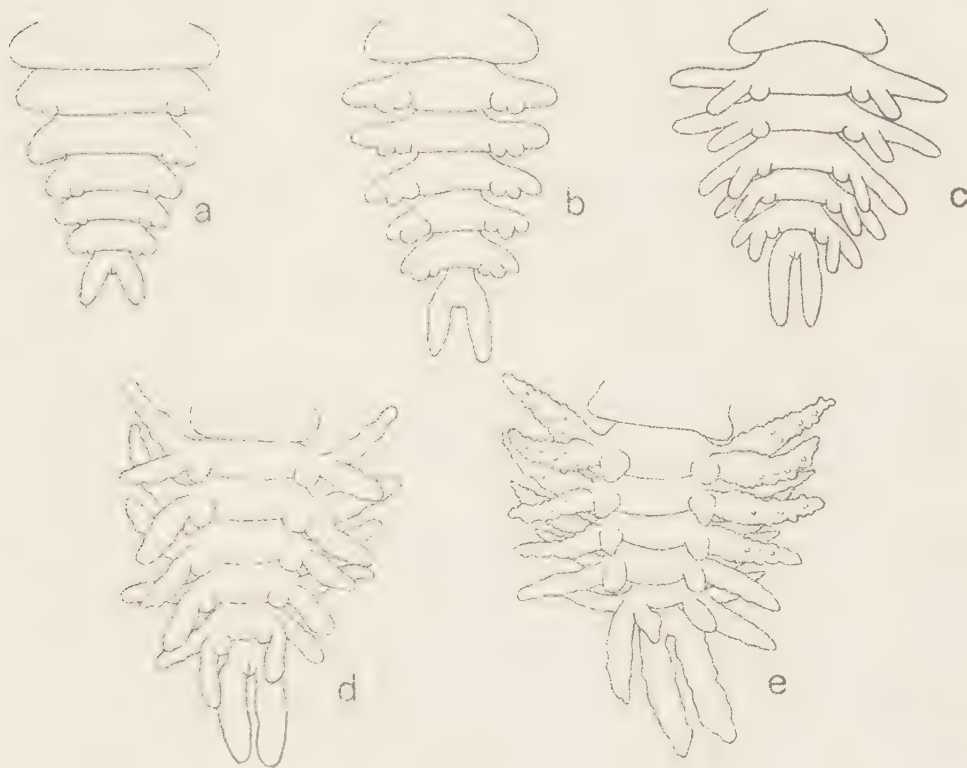


FIG. 24

Cancericepon elegans G. et B. — ♀♀ juvéniles, face ventrale du pléon :
a, stade 1; b, stade 2; c, stade 3; d, stade 4; e, stade 5.

D'abord représentés par un tubercule unique au stade 1, les *pléopodes* se différencient rapidement et l'exopodite grandit beaucoup plus vite que l'endopodite qui restera toujours relativement très court. Dès le stade 3, l'écart de taille entre les deux rames est sensible; il ne fait que s'accroître par la suite. Chez un cryptoniscien en mue dont la partie pléale était bopyrienne, les pléopodes tuberculiformes étaient relativement plus gros que dans les autres individus plus évolués du premier stade que nous avons pu examiner.

Au stade 6, les plaques latérales, de forme triangulaire dans le premier segment abdominal, diminuent progressivement de largeur et de longueur à partir de la première paire. Il en est de même pour les exopodites, d'aspect plus allongé, à l'exception des derniers qui sont un peu plus longs que ceux du quatrième somite pléal; ceux-ci ressemblent d'ailleurs plus aux uropodes qu'aux exopodites précédents et, comme eux, ils sont généralement dirigés en arrière au lieu de se relever vers le péréion comme c'est le cas pour les autres qui ressemblent, sous ce rapport également, aux plaques latérales. Les endopodites, toujours plus petits, offrent une diminution progressive de taille identique; ceux du dernier segment sont, toutefois, plus longs, pouvant atteindre le double des précédents. Les uropodes ont à peu près les mêmes dimensions que les lames pleurales antérieures.

La taille des exopodites comparativement aux plaques latérales varie selon les segments : plus courts que celles-ci dans les trois premières paires, ils deviennent plus longs dans les somites IV et V. Le tableau 5 donne un élément de comparaison pour ces derniers.

	Segments				
	1	2	3	4	5
Plaques latérales	1,0	0,9	0,8	0,5	0,45
Exopodites	0,9	0,8	0,7	0,6	0,7

TABEAU 5

Cancericepon elegans. Taille relative des plaques latérales du pléon comparativement aux exopodites des pléopodes correspondants chez une ♀ adulte

La tuberculisation des appendices pléaux commence à se manifester au stade 4 et se poursuit jusqu'au stade 6. Les plaques latérales et les exopodites des pléopodes des quatre premiers segments sont tuberculés, principalement sur les bords qui ont l'apparence d'un bourrelet charnu. Les faces externe et surtout interne de ces appendices en sont également pourvues. Le nombre et la grosseur de ces tubercules décroissent à partir des premières paires.

Le stade 6 ne constitue pas, cependant, le terme ultime de la croissance de la ♀. Une fois parvenue à l'état adulte, son évolution se poursuit encore. Certaines parties du corps et tout particulièrement le marsupium subissent quelques transformations. Celles-ci sont en rapport direct avec les nécessités de la fonction de reproduction. Afin de pouvoir contenir la masse toujours plus volumineuse des œufs au fur et à mesure que se succèdent les pontes, la cavité incubatrice présente un développement considérable qui modifie notablement l'apparence du Bopyridae. Il existe une grande différence entre l'aspect d'une ♀ à sa première ponte et celui d'une ♀ qui a effectué plusieurs incubations (voir fig. 27). Le marsupium de la première, peu proéminent, est latéralement délimité par les péréiopodes, chez la seconde, ces appendices, rejetés sur les côtés du corps, sont presque invisibles dorsalement. Ces modifications qui n'intéressent qu'un seul organe et résultent de son développement ne nécessitent pas de subdiviser la phase adulte en plusieurs stades.

2. Variation intra-spécifique

Femelle.

En plus du nombre des bosses médio-dorsales, certains caractères morphologiques peuvent également subir des variations chez les ♀♀ adultes. Elles sont toutefois peu importantes dans cette espèce.

Indice d'asymétrie : 6 à 27°.

Maxillipèdes : ils ont la forme dessinée par BONNIER (1900, pl. VII, fig. 3) quoique l'angle postéro-externe de l'épipodite soit toujours plus émoussé. Le nombre et la disposition des indentations en forme de soies sont très variables; elles ne sont constantes qu'à l'extrémité distale du palpe. Ce lobe peut d'ailleurs n'être qu'ébauché ou manquer totalement (5 % des cas); l'anomalie n'affecte ordinairement qu'un seul maxillipède.

Bord postérieur du céphalon (fig. 25, a-f) : ne présente jamais la profonde incision triangulaire figurée par BONNIER (pl. VII, fig. 3) lui donnant « l'apparence d'être tout entière divisée en six lamelles parallèles ». Il n'y a pas d'échancrure proprement dite, mais le bord postérieur de la partie médiane, le plus souvent rectiligne ou peu concave, se relève toujours en son milieu, ce qui simule une échancrure arrondie, d'ailleurs généralement fort réduite.

La forme et la longueur relative des lamelles latérales varient d'un individu à l'autre, pouvant même ne pas être symétrique. Les internes, qui sont les plus courtes dans la majorité des cas, se montrent parfois plus longues que les externes. Elles ont un aspect plus massif que ces dernières, ordinairement plus effilées, surtout chez les grands spécimens.



FIG. 25

Caucricepon elegans G. et B.

Variation du bord postérieur du céphalon chez la ♀ adulte (a-f)

Oostégites : il n'y a rien d'important à noter au sujet des oostégites, si ce n'est que le bord supérieur des plaques de la deuxième paire est convexe et non concave et l'extrémité distale des cinquièmes plus arrondie que représentés à la planche I, figure 3, par GIARD et BONNIER (1887). Le nombre des tubercules et des soies de ces derniers est fonction de la taille de la ♀ et augmente avec elle, leur nombre variant entre 8 et 19.

Pléon : les appendices de l'abdomen sont toujours présents en nombre normal, sauf dans de rares cas où l'une des deux rames manquait sur un côté; à noter cependant que la cinquième paire d'endopodites est assez souvent plus longue que la quatrième. Des différences dans la longueur respective des deux uropodes sont aussi fréquemment observées.

Mâle.

Tubercules médio-ventraux : BONNIER (1900) a déjà noté la diminution de leur nombre avec l'augmentation de la taille. Il y a cependant de très nombreuses exceptions; toutefois, en règle générale, ces tubercules sont effectivement plus visibles chez les individus les plus petits.

Pléon : deux anomalies sont à relever dans le pléon des ♂♂ adultes (fig. 26, a-b). Dans la première, il s'agit probablement d'un régénérat anormal : le segment antérieur et le telson sont bien constitués, mais les quatre somites médians asymétriques et fusionnés. Le second cas est plus intéressant : dans cet exemplaire (1,5 mm), seul le premier pléonite est distinct, les autres étant soudés en une seule pièce avec une faible indication latérale du deuxième; aucun pléopode n'est visible, même dans le segment normal.

HÔTE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Sur *Pilumnus hirtellus* (Linné). — Grande-Bretagne : The Wash, Norfolk (R. HAMOND coll.). France : Wimereux (GIARD et BONNIER, 1890; GIARD, 1899), Saint-Michel-en-Grève (PÉREZ, *fade* MOUCHET, 1931), Roscoff, Île de Bréhat, Île de Quiberon, Arcachon (BOURDON, 1960, 1963, 1964).

BIOLOGIE

La plus grande partie des observations biologiques suivantes a été obtenue à partir du matériel récolté en Baie de Quiberon et principalement des récoltes mensuelles opérées à l'Halvoret entre janvier 1958 et septembre 1960.

1. FIXATION DU PARASITE

Après avoir mené une vie pélagique en partie attachée à un Copépode sur lequel se sont effectuées deux mues caractéristiques, la larve des Bopyridae abandonne son hôte provisoire, sous forme de cryptoniscien, pour aller à la recherche d'un hôte définitif. La fixation du parasite, phase des plus importantes de sa biologie, reste encore mal connue. C'est qu'il est souvent difficile de rencontrer les stades larvaires dans la cavité branchiale des Crustacés Décapodes (1). HIRAIWA (1936) n'a pu obtenir aucun cryptoniscien d'*Apopenaeon japonicum* (Thielemann) dont il avait pourtant recueilli près de 700 individus et BONNIER (1900) en a trouvé un seul sur 60 spécimens de *C. elegans*. Plus favorisé que ces auteurs, il nous a été donné de réunir 39 exemplaires, ce qui représente toutefois un pourcentage relativement bas, atteignant à peine 3 % des quelques 1.246 *Cancerpepon* collectés à ce jour.

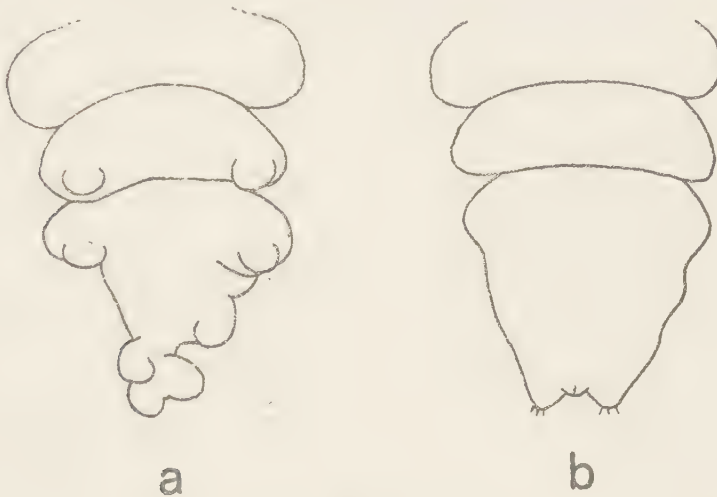


FIG. 26

Cancerpepon elegans G. et B. — Anomalie du pléon chez le ♂ (a-b)

La rareté des récoltes de la larve ne peut cependant être imputée à sa petitesse; bien que ne mesurant guère plus de 0,8 mm, sa pigmentation vive tranche fortement sur la couleur blanchâtre des branchies de l'hôte et elle ne peut échapper à un examen attentif. Il est possible, comme le pensent plusieurs auteurs, que la métamorphose en stade bopyrien s'effectue rapidement après la fixation, ce qui expliquerait qu'il n'en soit pas trouvé davantage.

a. Périole de fixation.

Les seules données certaines que l'on puisse avoir concernant les dates de fixation sont, évidemment, celles fournies par les dates de récoltes des larves; malheureusement, la faible représentation de ces dernières dans les prélèvements limite beaucoup leur portée. Considérant le nombre total des cryptonisciens recueillis chaque mois, tant en Baie de Quiberon qu'à Roscoff (tableau 6), on constate qu'ils se rencontrent pratiquement toute l'année, mais le fait d'avoir obtenu 20 larves sur 39 au mois d'août ne signifie pas obligatoirement que cette époque soit la plus favorable à l'infestation.

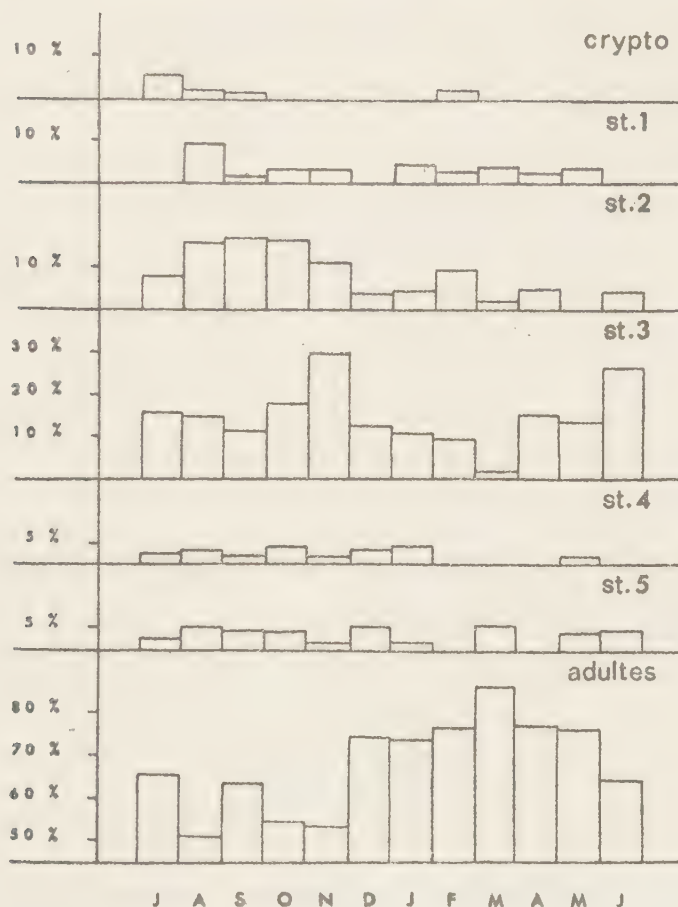
(1) Chez *Ione thoracica* (Montagu), les cryptonisciens ne se rencontrent jamais directement fixés sur les branchies de l'hôte, mais sur les poils de l'abdomen ou sur les jeunes $\sigma\sigma$. *Ione* présente d'ailleurs une biologie très particulière et son cycle est unique dans la famille des Bopyridae.

	M o i s											
	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Nombre....	1	1	—	—	2	2	3	20	4	2	2	2

TABLEAU 6

Canceripeon elegans. Nombre de larves cryptonisciennes récoltées par mois

L'insuffisance de matériel nécessite donc de rapprocher ces renseignements avec d'autres observations, plus nombreuses à défaut d'être aussi précises : en l'occurrence, les dates de récolte des premiers stades post-larvaires encore peu éloignés de la fixation. Les pourcentages mensuels de chacun des stades évolutifs apportent quelques éléments (tableau 7 + graphique 2).



GRAPHIQUE 2

C. elegans. — Proportion mensuelle des stades évolutifs

La présence de très jeune ♀♀ dans tous les prélèvements confirme bien que l'infestation peut se produire à toutes les saisons de l'année et que l'évolution ultérieure s'effectue normalement; mais, la plus grande proportion des stades 1 observée en août et l'augmentation relativement importante des stades 2 se manifestant entre cette date et octobre, constituent des données concordantes permettant de situer une fixation intensive en juillet-août.

On remarquera, toutefois, que les stades 3 présentent deux pointes d'intensité sensiblement égales en novembre et en juin. Si la première est évidemment consécutive à la fixation de l'été, la deuxième suggère l'existence d'une seconde période d'infestation. Nous en reparlerons plus loin.

Stade		M o i s											
		Janv.	Fév.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Cryptoniscien.	Nbre	-	1	-	-	-	-	2	2	1	-	-	-
	%	-	2,3	-	-	-	-	5,3	2,0	1,4	-	-	-
Stade 1.....	Nbre	3	1	2	2	2	-	-	9	1	3	2	-
	%	4,6	2,3	3,9	2,5	3,9	-	-	9,2	1,4	3,1	3,1	-
Stade 2.....	Nbre	3	4	1	4	-	2	3	15	12	16	7	2
	%	4,6	9,3	2,0	5,1	-	4,4	7,9	15,3	16,9	16,5	10,9	3,6
Stade 3.....	Nbre	7	4	1	12	7	12	6	14	8	17	19	7
	%	10,8	9,3	2,0	15,2	13,7	26,7	15,8	14,4	11,3	17,5	29,6	12,7
Stade 4.....	Nbre	3	-	-	-	1	-	1	3	1	4	1	2
	%	4,6	-	-	-	2,0	-	2,6	3,0	1,4	4,1	1,6	3,6
Stade 5.....	Nbre	1	-	3	-	2	2	1	5	3	4	1	3
	%	1,5	-	5,9	-	3,9	4,4	2,6	5,1	4,2	4,1	1,6	5,6
♀ ♀ adultes ..	Nbre	48	33	44	61	39	29	25	50	45	53	34	41
	%	73,9	76,8	86,2	77,2	76,5	64,5	65,8	51,0	63,4	54,7	53,2	74,5

TABLEAU 7

Cancricepon elegans récoltés mensuellement à l'Halvoret en fonction de leur stade évolutif (nombre d'individus et pourcentage)

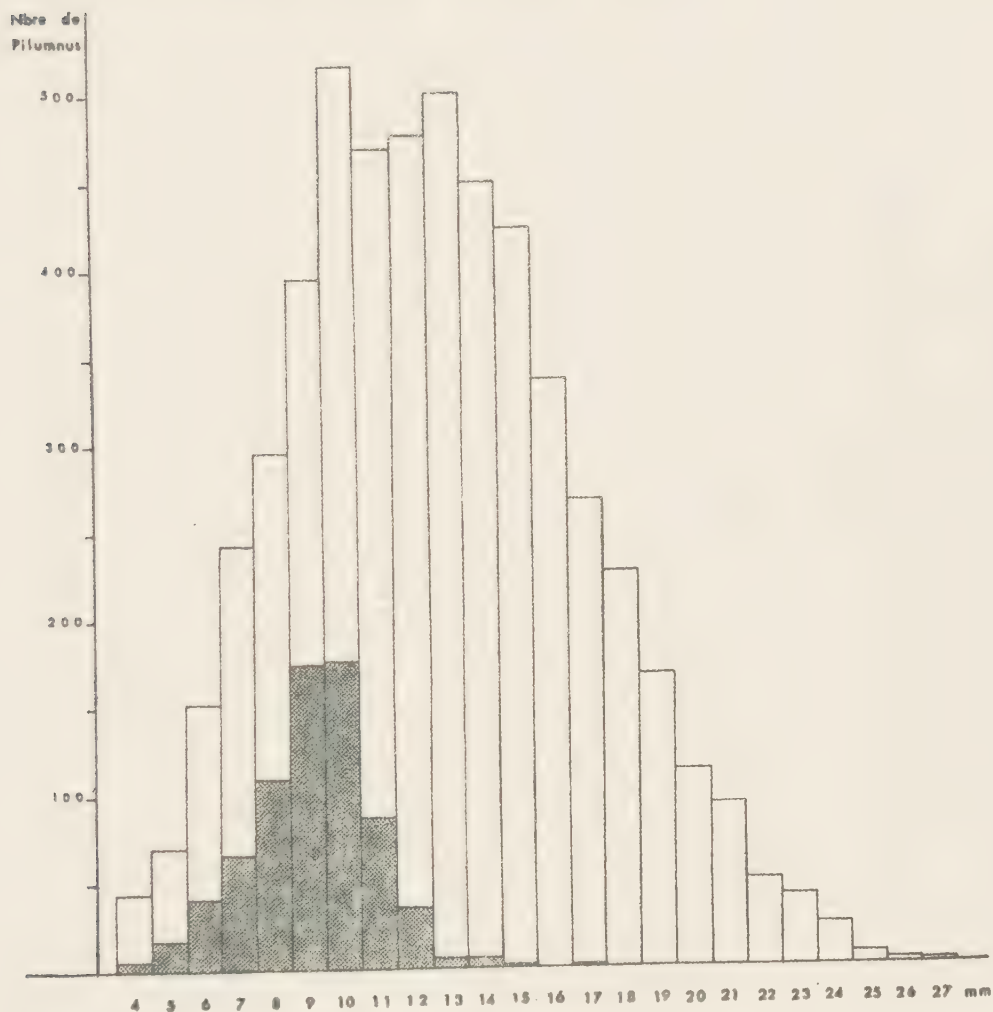
b. Conditions de fixation.

Alors que les ♀♀ ovigères ont toujours constitué la majeure partie des *Cancricepon* recueillis dans chaque prélèvement, on pourrait s'étonner que la courbe formée par les pourcentages de formes juvéniles ne se maintienne pas régulière et intensive. La raison en est très simple : il ne suffit pas, en effet, qu'une larve émise par un Bopyridae parvienne au stade

cryptoniscien (1) pour qu'elle puisse se fixer, quand bien même son hôte serait abondant. Des conditions variées, encore mal définies, règlent l'infestation. La taille de l'hôte, son sexe et son état physiologique ont été depuis longtemps considérés comme les facteurs principaux conditionnant la fixation des Épicarides. Nous les envisagerons successivement.

Taille de l'hôte.

La taille de l'hôte présente une importance prépondérante bien connue dans le parasitisme par les Bopyridae. D'une façon générale, seuls les individus de petite taille sont infestés et *C. elegans* n'échappe pas à cette règle (tableau 8 + graphique 3).



GRAPHIQUE 3

Cancericepon elegans. — Nombre de *Pilumnus* et de parasites récoltés en Baie de Quiberon (par classe)

(1) Il ne faut pas oublier que les larves épicaridiennes doivent effectuer une première phase de parasitisme sur un Copépode pour atteindre le stade infestant, le cryptoniscien. On ignore quel est l'hôte provisoire des *Cancericepon*; en tous cas, encore faut-il que celui-ci soit présent dans le plancton au moment de l'émission des larves. Or, chez *Ione thoracica* (Montagu), le Copépode ne se trouve pas dans les zones des parasites durant une certaine partie de l'année (REVERBERI et FITOTTI, 1942).

		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
♂	Nbre d'individus.	2.560	17	37	80	124	152	186	217	192	177	202	169	178	151	141	131	115	89	54	36	22	6	2	1
	Nbre.	370	2	9	21	38	64	76	86	42	19	4	2	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Parasités.																								
♀	Nbre d'individus.	2.792	27	33	72	118	142	208	297	276	299	298	280	244	185	126	93	52	22	11	5	3	1	-	-
	Nbre.	348	3	7	19	27	45	97	89	44	15	2	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Parasités.																								
Total.	Nbre d'individus.	5.352	44	70	152	242	294	394	514	468	476	500	449	422	336	267	224	167	111	92	59	39	23	6	2
	Nbre.	718	5	16	40	65	109	173	175	86	34	6	6	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Parasités.																								
Total.	Nbre d'individus.	11.141	21,2	26,4	22,8	31,7	46,6	30,0	15,9	5,0	0,7	1,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Nbre.	11,4	22,8	26,3	26,9	37,1	44,0	34,0	18,4	7,1	1,2	1,3	0,5	-	0,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Parasités.																								

TABLEAU 8

Contracepon elegans. — Taux de parasitisme des *P. hirtellus* en fonction du sexe et de la taille (Baie de Quiberon, total des récoltes 1957-1960)

Si les *Pilumnus* peuvent atteindre une largeur céphalothoracique de 27,4 mm, aucun Bopyridae n'a été rencontré sur des Crabes de plus de 17,4 mm; encore ceux-là étaient-ils très rares sur des hôtes excédant 12,0 mm. Le plus grand nombre des parasites appartient à la classe 9 mm (44,0 %).

Chez plusieurs espèces, la fixation s'effectue dès les premiers stades post-larvaires, voire sur les derniers stades pélagiques, comme c'est le cas, par exemple, pour *Pseudionella galacanthae* Hansen sur les Grimotheae de *Munida gregaria* (Fabricius) [RAYNER, 1935] et pour *Urocryptella fraisei* (Carayon) sur les Glaucothoés de *Clibanarius erythropus* (Latreille) [CARAYON, 1943]. Chez *Cancericepon*, les fréquences de Crabes infestés forment une courbe et non une pente régressive par rapport à l'augmentation de la taille des hôtes : c'est précisément l'inverse qui devrait se produire si la fixation avait réellement bien lieu au tout début de leur vie post-larvaire. Les chiffres indiqués au tableau 8 précisent l'écart sensible montré entre les taux de parasitisme des jeunes individus inférieurs à 7 mm et ceux de 8 à 10 mm.

Il est évidemment regrettable que les très petits *Pilumnus* aient été récoltés en aussi faibles quantités, mais nous ne connaissons pas au moment des prélèvements leur biotope spécial, différent des endroits où se capturent les spécimens plus âgés. Alors que ceux-ci se cantonnent sous les pierres, c'est dans le revêtement algal qui entoure les blocs et à la base des vieilles Cystoseires que s'obtiennent les jeunes. Nous pouvons cependant indiquer qu'à Saint-Michel-en-Grève où, au contraire, toute la population est retenue prisonnière dans les anfractuosités des Hermelles, sur une centaine d'individus de moins de 6 mm, le taux d'infestation était nettement inférieur comparativement à celui des Crabes de plus grandes dimensions, ce qui paraît par conséquent confirmer les données obtenues en Baie de Quiberon.

Malgré le nombre réduit des observations, la taille des crustacés porteurs de très jeunes *Cancericepon* permet de définir approximativement à quel moment se produit la pénétration du parasite (tableau 9).

	C l a s s e													
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Cryptonisciens...	1	2	-	1	2	-	-	1	-	-	1	-	-	1
Stades 1.....	4	9	4	4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stades 2.....	1	9	21	19	4	2	1	-	-	-	-	-	-	-

TABLEAU 9

Cancericepon elegans. Nombre de jeunes parasites récoltés en fonction de la taille de l'hôte (largeur céphalothoracique en mm)

S'il est possible de rencontrer des larves cryptonisciennes sur des hôtes atteignant jusqu'à 17,4 mm et de constater la présence d'un stade 1 sur un individu de 8 mm et d'un stade 2 sur un autre de 10 mm, ces cas sont toutefois relativement peu fréquents. D'après la proportion des stades 1 (confirmée par celle des stades 2), c'est, semble-t-il, sur des hôtes mesurant environ 5 mm que s'effectue généralement l'infestation.

Les larves cryptonisciennes pénétrant de préférence dans les petits individus de cette classe, la période de fixation est par conséquent limitée à l'époque où ces *Pilumnus* sont représentés dans la population. Comme l'indique le graphique 4, ceux-ci sont relativement plus nombreux au mois d'août. Cette époque correspond parfaitement à celle des récoltes des stades 1 et 2.

L'estimation de l'âge correspondant se montre assez délicate. On peut cependant se baser sur l'époque d'apparition de ces jeunes Crabes à la côte. Ces derniers sont toujours rares dans les échantillons, mais malgré le petit nombre des récoltes, il est net (tableau 10 + graphique 4) qu'ils accusent une pointe très sensible au mois d'août, date de la fixation des larves.

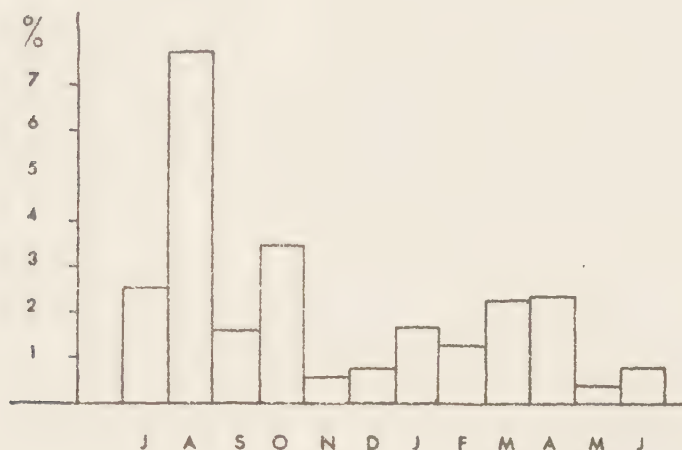
Mois		Classe (mm.)											
		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Janvier	Nbre	-	4	8	18	22	32	29	23	21	23	23	25
	%	-	1,7	3,5	7,9	10,0	14,0	12,7	10,0	9,2	10,0	10,0	11,0
Février	Nbre	1	2	12	14	16	20	37	25	19	23	29	26
	%	0,4	0,9	5,4	6,2	7,1	8,9	16,6	11,2	8,5	10,3	12,9	11,6
Mars	Nbre	5	4	10	14	30	38	46	53	46	54	47	52
	%	1,3	1,0	2,5	3,5	7,5	9,5	11,5	13,3	11,5	13,6	11,8	13,0
Avril	Nbre	2	8	12	16	29	46	47	44	59	56	60	50
	%	0,5	1,9	2,8	3,7	6,8	10,7	10,9	10,3	13,8	13,0	14,0	11,6
Mai	Nbre	1	-	3	10	15	26	39	32	19	37	29	31
	%	0,4	-	1,2	4,1	6,2	10,7	16,2	13,2	7,9	15,3	12,0	12,8
Juin	Nbre	1	1	5	12	20	23	25	29	30	34	29	20
	%	0,4	0,4	2,2	5,2	8,7	10,0	10,9	12,7	13,2	14,9	12,7	8,7
Juillet	Nbre	3	8	6	26	20	31	45	54	63	49	56	51
	%	0,7	1,9	1,5	6,3	4,9	7,5	10,9	13,1	15,3	11,9	13,6	12,4
Août	Nbre	27	25	30	39	40	56	80	79	91	89	64	53
	%	4,0	3,7	4,5	5,8	5,9	8,3	11,9	11,7	13,6	13,2	9,5	7,9
Septembre	Nbre	1	6	18	22	30	48	50	54	58	64	39	40
	%	0,2	1,4	4,1	5,1	7,0	11,2	11,7	12,6	13,5	14,8	9,1	9,3
Octobre	Nbre	3	10	25	32	34	31	55	38	27	34	36	41
	%	0,8	2,7	6,8	8,7	9,2	8,5	15,1	10,4	7,4	9,3	9,8	11,3
Novembre	Nbre	-	1	17	29	22	24	32	25	26	25	28	19
	%	-	0,4	6,8	11,7	8,9	9,7	12,8	10,1	10,5	10,1	11,3	7,7
Décembre	Nbre	-	1	6	10	16	19	29	12	17	12	9	14
	%	-	0,8	4,1	6,9	11,0	13,1	20,0	8,3	11,7	8,3	6,2	9,6

TABLEAU 10

Nombre et pourcentage de jeunes *Pilumnus* de moins de 15 mm récoltés par mois
(par classe)

Cette date, rapprochée de celle de la première ponte de l'espèce en mars (BOURDON, 1962a) permet donc d'évaluer approximativement à trois mois l'âge maximum des *Pilumnus* de 5 mm (assignant deux mois pour l'incubation et le développement larvaire).

En conclusion, et en conformité avec ce qui a été depuis longtemps signalé chez de nombreux Bopyridae, *C. elegans* parasite uniquement des Crabes de dimensions réduites, mais la fixation ne paraît pas cependant se produire dès que les *Pilumnus* sont devenus benthiques comme cela se passe dans d'autres espèces.



GRAPHIQUE 4

Proportion mensuelle des *Pilumnus* de 4-6 mm (en % de la population de — 15 mm)

Sexe de l'hôte.

GIARD et BONNIER ont affirmé que les Épicarides infestent également les deux sexes de l'hôte. Pour eux, les préférences apparentes signalées étaient uniquement dues à une prédominance d'un sexe sur l'autre. La seule façon de s'assurer si le parasite est comparativement plus fréquent sur les ♂♂ ou sur les ♀♀ est de tenir compte, pour écarter toute erreur consécutive au sex-ratio dans les statistiques, à la fois des hôtes parasités et des individus indemnes. En procédant ainsi, on a pu parfois faire ressortir un taux de parasitisme différent selon le sexe de l'hôte. Tel est le cas, par exemple, de *Ione thoracica* (Montagu) [REVERBERI et PITOTTI, 1942], *Athelges lorifera* Hesse (PÉREZ, 1934), *Pinnotherion vermiforme* Giard et Bonnier (ATKINS, 1933) et *Tiarinion fulvus* Shiino (SHIINO, 1942b), plus souvent trouvés sur les ♀♀; à l'inverse, c'est surtout sur les ♂♂ que se rencontrent *Athelges paguri* (Rathke) [PÉREZ, 1934] et *Urocryptella fraisei* (Carayon) [ALTÈS, 1962]. Chez *C. elegans*, il existe également un écart assez sensible entre les pourcentages d'individus porteurs du Bopyridae en rapport avec leur sexe, les ♂♂ étant nettement plus souvent infestés.

Mâles : 370 cas sur 1.731 *Pilumnus*, soit 21,4 %
 Femelles : 348 — 2.294 — 15,1 %
 ($\chi^2 = 25,07$ hautement significatif)

On ne peut en déduire, toutefois, que les cryptonisciens choisissent effectivement leur hôte, car on ignore si la larve se fixe de préférence sur le sexe ♂ ou si l'évolution ultérieure est favorisée parce que le parasite se trouve sur celui-ci. Ce n'est qu'en comparant les taux d'infestation des stades jeunes récemment fixés à celui des ♀♀ complètement développées qu'on pourra le savoir. Le tableau 11 comprend donc, d'une part, les quelques cryptonisciens obtenus et les formes aux stades 1, 2 et 3, d'autre part, les ♀♀ ovigères de l'ensemble du matériel recueilli depuis 1958.

Stade	Sexe	<i>Pilumnus</i>	<i>Canceripeon</i>	%
Jeunes femelles ($\chi^2 = 13,94$ (hautement significatif))	Mâles.....	1.508	108	7,1
	Femelles...	2.082	88	4,2
Femelles adultes ($\chi^2 = 15,11$ (hautement significatif))	Mâles.....	1.623	223	13,7
	Femelles...	2.206	212	9,6

TABLEAU 11

Canceripeon elegans. Taux de parasitisme selon le sexe de l'hôte et le stade des parasites

Si la fixation s'effectuait indistinctement sur des hôtes de n'importe quel sexe, le pourcentage des individus parasités serait sensiblement égal pour les ♂♂ et les ♀♀ au début du parasitisme et l'on devrait noter ensuite un décalage entre les taux d'infestations au profit des premiers avec le développement des *Canceripeon*. Or, on voit qu'il n'en est rien. Dès les jeunes stades, il se produit un écart important entre les deux sexes, le pourcentage de parasités chez les ♀♀ par rapport aux ♂♂ étant de $7,1\% / 4,2\% = 1,7$. Cette différence, qui se maintient sensiblement égale dans le cas des formes adultes ($13,7\% / 9,6\% = 1,4$) semble donc indiquer qu'il s'agirait plutôt d'un choix de la part des larves cryptonisiennes. D'autre part, la proportion des ♀♀ adultes par rapport aux ♀♀ juvéniles du Bopyridae est à peu près identique dans les deux sexes, ce qui exclut une mortalité consécutive au parasitisme plus forte chez les ♀♀ hôtes.

Mue de l'hôte.

Pour que la fixation ait lieu, BONNIER (1900) croyait nécessaire que les Crabes soient mous ou du moins que l'infestation était alors facilitée. Parmi les *Pilumnus* porteurs de stades larvaires, deux seulement venaient juste de muer, les autres avaient leur carapace dure, un de ces derniers étant même en stade D4 (DRACH, 1939). Il ne semble donc pas que l'étape l'intermue constitue un facteur influant sur l'infestation qui paraît se produire à n'importe quel moment du cycle.

Position du parasite.

Le côté de la carapace sous lequel était fixé l'Épicaride a toujours été noté. Il semble bien d'ailleurs, en ce qui concerne *C. elegans*, que la position sur l'hôte soit complètement indifférente au parasite qui se fixe au hasard dans l'une des deux cavités branchiales (51,6 % à droite, 48,4 % à gauche). On sait que tel n'est cependant pas toujours le cas : chez *Pseudione galacanthae* Hansen, par exemple, RAYNER (1935) trouve une fréquence de 94 % du côté droit sur 539 individus; par contre, *Pseudione hyndmanni* (B. et W.) se place de préférence à gauche (CARAYON, 1943), etc. On ignore d'ailleurs parfaitement la raison de cette prédilection.

2. ÉVOLUTION DU PARASITE

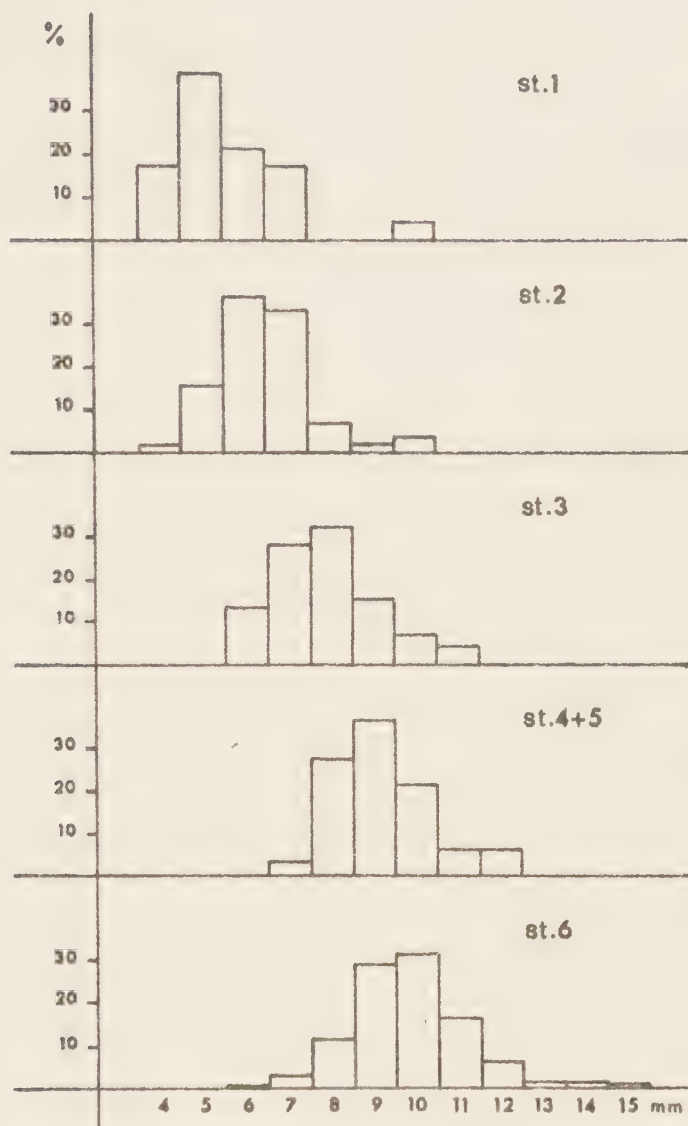
Femelle.

a. Fixation d'été.

L'évolution du parasite peut être suivie dans le temps grâce au graphique 2. La progression des pointes formées par les courbes de fréquence des stades successifs des ♀♀ peut être ainsi interprétée :

Comme il a déjà été vu, les formes bopyriennes au stade 1 s'observent en quantités souvent plus nombreuses au mois d'août. La proportion des stades 2 est plus importante et s'étale de cette date à octobre, avec un maximum en septembre (16,9 %). En novembre, 29,6 %

des parasites sont arrivés au stade 3. La faible représentation des ♀♀ prépubères ne permet pas de savoir à quel moment les stades 4 et 5 sont atteints, mais la pointe manifestée en mars de l'année suivante où 86,2 % de la population est constituée d'adultes et d'ovigères, paraît indiquer qu'à cette époque les parasites sont mûrs et entrés en reproduction.



GRAPHIQUE 5
Cancricepon elegans
Proportion de parasites en fonction de leur stade évolutif et de la taille de l'hôte

Le développement des *C. elegans* fixés en été est donc achevé au mois de mars, une durée d'environ sept mois s'étant écoulée entre la fixation et la première ponte. C'est à une estimation très voisine que PIKE (1960) est arrivé dans son étude sur *Pseudione affinis* (G.O. Saxe) auquel il assigne neuf mois pour atteindre la maturité, incluant un mois pour la vie larvaire.

Parvenus à l'état adulte, les *Cancericepon* paraissent vivre encore longtemps. Nous avons conservé des exemplaires incubant pendant sept mois en élevage (1). La présence de nombreuses œufvigières dans les récoltes de juin à octobre implique que les parasites peuvent vivre au moins dix-huit mois; mais il n'est pas possible de chiffrer plus exactement leur longévité qui est très sûrement supérieure. Celle de l'hôte peut atteindre trente-trois mois en captivité. On peut aussi supposer qu'arrivé à une certaine taille, ce dernier se débarrasse du Bopyridae; ce qui expliquerait l'« immunité » apparente des Crabes de + 15 mm. Nous avons observé à plusieurs reprises, en élevage, des individus dont le parasite cessait brusquement ses pontes; en ouvrant l'hôte, on pouvait constater la perte du *Cancericepon*.

La croissance de *C. elegans* s'effectue en même temps que celle de son hôte et, par suite, la taille du Bopyridae demeure, en général, proportionnée aux dimensions du *Pilumnus*.

Si nous établissons les pourcentages d'individus infestés par des parasites d'un stade donné en fonction de leur classe [tableau 12 + graphique 5] (2), on constate que la modale se déplace parallèlement au développement du *Cancericepon* comme suit :

Stade 1 sur *Pilumnus* de 5 mm;
 Stade 2 sur *Pilumnus* de 6-7 mm;
 Stade 3 sur *Pilumnus* de 8 mm;
 Stade 4-5 sur *Pilumnus* de 9 mm;
 Adultes sur *Pilumnus* de 9-10 mm.

b. Fixation d'hiver.

Il a été indiqué précédemment qu'en plus de la fixation la plus importante de l'année, en août, devrait exister une seconde période d'infestation. Cette dernière est présumée par

	C l a s s e											
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Stade 1.....	4	9	5	4	-	-	1	-	-	-	-	-
	17,4	39,2	21,7	17,4	-	-	4,3	-	-	-	-	-
Stade 2.....	1	9	21	19	4	1	2	-	-	-	-	-
	1,8	15,8	36,8	33,3	7,0	1,8	3,5	-	-	-	-	-
Stade 3.....	-	-	13	28	32	15	7	4	-	-	-	-
	-	-	13,2	28,3	32,3	15,2	7,0	4,0	-	-	-	-
Stades 4 + 5.....	-	-	-	1	9	12	7	2	2	-	-	-
	-	-	-	3,0	27,3	36,3	21,2	6,1	6,1	-	-	-
Stade 6.....	-	-	1	13	52	128	139	73	26	5	5	1
	-	-	0,2	2,9	11,7	28,9	31,5	16,5	5,9	1,1	1,1	0,2

TABLEAU 12

Cancericepon elegans. Proportion des stades évolutifs en fonction de la taille de l'hôte

(1) Mais, invariablement, l'hôte mourait accidentellement par arrêt d'eau, les *Pilumnus* parasités étant très sensibles au manque d'oxygène.

(2) On remarquera des différences numériques entre ce tableau et le précédent; de semblables existent dans les suivants. Elles sont simplement dues à ce que tous les individus ne sont pas toujours utilisables pour chacune des données (hôtes ou parasites abîmés non mesurables, etc.).

suite de la deuxième recrudescente des stades 3 en juin (26,7 %) [graphique 2]. Les courbes des stades précédents ne fournissent aucun élément permettant de connaître leur évolution antérieure, ni de situer le moment de leur fixation, mais, si nous nous reportons au tableau 10 dans lequel les hôtes de — 15 mm sont groupés par taille et par mois, on voit que les *Pilumnus* de 8 mm, c'est-à-dire ceux portant généralement des ♀♀ au stade 3, montrent également une seconde pointe à cette date. Leur origine remonte vraisemblablement à la réapparition inattendue des jeunes Crabs des classes 4, 5 et 6 mm entre janvier et avril (graphique 4). Ces individus ne peuvent provenir que des larves écloses au plus tard en septembre de l'année précédente, puisque la période de reproduction prend fin à cette époque en Baie de Quiberon. Une anomalie de ce genre a déjà été signalée chez une autre espèce, *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius) par VERNET-CORNUBERT (1958) qui capturait au printemps des spécimens très jeunes ayant passé obligatoirement huit mois sans se développer. Il est possible que les mégaloïdes provenant des pontes tardives restent tout l'hiver sans muer ainsi que le suggère cet auteur. On peut donc admettre que les stades 3 de juin proviennent d'une fixation en hiver.

Croissance linéaire.

En ce qui concerne la croissance linéaire du parasite, elle se montre très variable d'un individu à l'autre. Les longueurs (1) relevées en fonction du degré de développement morphologique sont les suivantes :

Stade 1 =	0,9 à 1,6 mm;
Stade 2 =	1,0 à 1,9 mm;
Stade 3 =	1,2 à 2,5 mm;
Stade 4 =	2,0 à 2,6 mm;
Stade 5 =	2,4 à 2,9 mm
Stade 6 =	2,7 à 5,9 mm.

Mâle.

En règle générale, une seule larve pénètre d'abord dans la cavité branchiale de l'hôte et se transforme en une jeune ♀, après quoi elle est rejointe par un autre cryptoniscien qui deviendra le ♂. Le tableau 13 où est indiquée, selon leur stade, la fréquence des ♂♂ larvaires ou juvéniles accompagnant les ♀♀, montre que l'évolution du premier parasite doit être assez avancée pour permettre l'établissement du second.

	Stade				
	1	2	3	4	5
Nombre	25	69	114	16	25
Cryptonisciens	—	—	2 1,8 %	6 37,5 %	9 36,0 %
♂♂ jeunes	—	—	17 14,9 %	7 43,7 %	13 52,0 %
♂♂ adultes	—	—	—	—	2 8,0 %

TABEAU 13

Cancerpeon elegans. Présence et nature du ♂ en fonction du stade de la ♀

(1) BONNIER (1900, p. 61) indique 9,2 mm pour l'adulte, taille très importante jamais observée dans notre matériel.

C'est donc à partir du stade 3 que les ♂♂ cryptonisciens ou juvéniles ont été observés sur des ♀♀; encore ceux-ci étaient-ils relativement peu nombreux. Au stade suivant, la proportion des couples formés augmente sensiblement et le stade 4 peut être considéré comme celui au cours duquel la ♀ attire d'autres larves. Chez les préadultes, chacune, en principe, est associée avec un compagnon. La récolte d'une ♀ adulte de 3,7 mm portant un ♂ juvénile de 0,9 mm venant juste de se métamorphoser indique que les ♀♀ peuvent parfois être rejointes par un ♂, leur développement complet achevé.

D'après GIARD et BONNIER (1887), la taille du ♂ resterait proportionnelle à celle de la ♀ chez cette espèce. La centaine de mensurations effectuées donne, toutefois, des rapports L ♀/L ♂ très divers, les variations d'un individu à l'autre passant de 2,1 à 3,5 chez les adultes fonctionnels. Pour donner une idée, une ♀ de 4,2 mm peut porter un ♂ dont la taille est comprise entre 1,2 et 2,0 mm. Il n'y a donc pas de relation bien évidente entre les dimensions respectives des deux sexes; c'est ce qui a été également noté chez *Urobopyrus processae* Richardson par ROUCH et TABERLY (1961). La taille relative du ♂ doit dépendre, très vraisemblablement, de la longueur à laquelle est parvenue la ♀ quand il la rejoint, l'écart s'estompant évidemment chez les individus les plus âgés.

Mâles surnuméraires.

Il arrive exceptionnellement que deux larves ou plus se fixent simultanément dans la même cavité branchiale de l'hôte : trois cas seulement ont été observés. Il est alors probable que seulement deux d'entre elles évolueront normalement pour former le couple et que les autres cryptonisciens surnuméraires seront plus ou moins rapidement évincés par le plus fort ou le plus développé comme il a été démontré par REVERBERI et PITOTTI (1942) chez *Ione thoracica* (Montagu) et par REINHARD (1949) chez *Stegophryxus hyptius* Thompson.

C'est également ce qui doit se produire lorsque deux larves rejoignent ensemble une ♀ seule ou déjà pourvue d'un ♂. Cependant, nous avons observé chez *C. elegans* une ♀ ovigère avec deux ♂♂ adultes de 1,3 mm chacun et une autre avec un spécimen juvénile de 1,1 mm + un adulte de 1,4. PÉREZ (1924) avait déjà trouvé un jeune individu de ce sexe en plus du ♂ normal sur des ♀♀ immatures de *Pleurocrypta* sp. sur *Galathea squamifera* Leach et d'*Aithelges lorifera* Hesse. Bien qu'exceptionnelle, la polyandrie peut donc se réaliser chez les Bopyridae, mais cette possibilité ne saurait, toutefois, servir d'argument contre la théorie épigamique communément admise dans cette famille et chez les Phryxidae, la présence de deux ♂♂ pouvant être tout simplement imputée à une anomalie de leur comportement éthologique.

Absence du mâle.

Parmi notre matériel, nous devons noter l'absence assez fréquente du ♂ sur des ♀♀ parvenues à maturité et présentant parfois les indices d'une ponte antérieure. Il est évidemment possible qu'un certain nombre d'entre eux se soient trouvés perdus lors des manipulations, mais cette éventualité ne peut, à elle seule, expliquer la fréquence des cas, d'autant plus que nous avons constaté parfois un égal défaut de ♂ chez plusieurs autres espèces. Par suite de circonstances peut-être toutes accidentelles, le ♂ a pu être expulsé de la cavité branchiale ou encore il n'avait pas rejoint la ♀.

3. REPRODUCTION

a. Période de reproduction.

La présence de ♀♀ ovigères de *C. elegans* dans tous les échantillons mensuels confirme bien que l'espèce pond toute l'année comme le pensait BONNIER (1900). C'est d'ailleurs la règle pour la plupart des Bopyridae de nos côtes, mais, chez certains, la période de reproduction est limitée. Ainsi, chez *Ione thoracica* (Montagu) les pontes ne se produisent pas en hiver (REVERBERI et PITOTTI, 1942) et chez *Apopenaeon japonicum* (Thielemann), l'émission des larves est réduite aux trois mois de l'été (HIRAIWA, 1936).

b. Relation mue de l'hôte-ponte du parasite.

Dans la seule espèce de Bopyridae étudiée de ce point de vue, *Bopyrus squillarum* Latreille, la ponte du parasite suit de très près la mue de son hôte, *Palaemon elegans* Rathke (CAROLI, 1927). L'interférence des deux phénomènes biologiques ne se retrouve toutefois pas toujours de même chez les autres Crevettes présentant un Épicaride branchial : par exemple,

chez *Processa edulis* (Risso) dont le Bopyridae peut émettre ses œufs à un moment quelconque de l'intermue de l'hôte. Il en est de même pour les parasites des Anomoures comme *Pagurus bernhardus* (Linné), *Galathea squamifera* Leach, *G. intermedia* Lilljeborg, *Pisidia longicornis* (Linné) ou des Brachyours : *Pilumnus hirtellus* (Linne) et *Xantho incisus* Leach, animaux que nous avons suivis en élevage. Ainsi deux individus porteurs de *C. elegans* et *C. pilula* ont respectivement effectué 5 et 9 pontes successives sans que les Crabes aient mué. Il convient donc de souligner ce fait afin de ne pas généraliser une relation qui, à vrai dire, est rarement observée dans la famille des Bopyridae.

Dans les cas d'infestation double, l'état de développement des embryons des ♀♀ n'est pas synchronisé, ce qui montrerait qu'il n'existe pas d'action hormonale de la part de l'hôte influençant le mécanisme de la ponte du parasite.

c. Durée d'incubation.

On possède très peu de données sur la durée d'incubation des Bopyridae. Son estimation est basée sur l'intervalle entre deux éclosions successives. Elle serait de deux à trois mois chez *Apopenaeon japonicum* (Thielemann) [HIRAIWA, 1936] et *Pseudione affinis* (G.O. Sars) [PIKE, 1960], d'un mois chez *Ione thoracica* (Montagu) [REVERBERI et PITOTTI, 1942]. Des durées nettement plus courtes sont observées avec *Bopyrus squillarum* Latreille dont la ponte coïncidant avec la mue de l'hôte, l'intermue de la Crevette correspond donc à deux émissions; la moyenne des chiffres de NOUVEL (1936) est de quinze jours. Si nous avons obtenu des temps plus longs (vingt et un jours) avec cette espèce, c'est probablement par suite de la température plus basse de nos élevages; d'autre part, la durée des intermues est fonction de la taille des *Palaemon*. Nous pouvons indiquer que l'incubation demande environ vingt-six jours chez *Pleurocrypta galathea* Hesse et vingt-huit chez *Pseudione hyndmanni* (Bate et Westwood) à 16-18°. Dans les mêmes conditions, nous avons pu suivre les pontes d'un spécimen de *C. elegans* et d'un autre de *C. pilula*. Les intervalles entre deux éclosions ont été les suivants :

C. elegans : 26, 26, 27, 26 jours;

C. pilula : 29, 30, 30, 27, 28, 26, 30 et 39 jours.

Les durées sont donc ordinairement assez constantes, à température égale, d'une émission à l'autre et sensiblement identiques pour les deux *Cancericepon*. Ces chiffres représentent, toutefois, le temps maximal de l'incubation et sont même vraisemblablement un peu supérieurs à la réalité, car on ne peut vérifier à quel moment précis se produit la ponte chez les parasites des Brachyours et des Anomoures à cause de l'opacité des téguments de l'hôte. Chez le *C. elegans* cité plus haut, le marsupium était encore vide six jours après la libération des larves épicaridiennes; mais nous ne pouvons dire s'il s'agit là d'un cas particulier ou de la règle générale.

d. Nombre de pontes.

La pluralité des pontes constitue un caractère biologique fondamental du groupe des *Bopyrina* qui l'oppose aux *Cryptoniscina* n'en produisant qu'une seule dans leur vie. Même en dehors des élevages, il est facile de s'en rendre compte en examinant les gonades des ♀♀ dont le marsupium est rempli d'épicaridiens : les ovaires sont alors invariablement gonflés d'œocytes mûrs. Il est par contre difficile de connaître le nombre de pontes pouvant être émises par un *Cancericepon*, car nous n'avons pas suivi de *Pilumnus* parasités assez longtemps. La seule indication pouvant être mentionnée a été fournie par un spécimen porteur d'une forte bosse au moment de la récolte, ce qui laisse supposer que l'épicaride était sans doute déjà adulte, et ayant produit 5 pontes étalées sur cent six jours avant de mourir accidentellement; il est donc probable que le nombre total doit être plus élevé. Chez un *C. pilula*, 9 pontes consécutives ont été observées.

e. Fécondité.

La quantité d'œufs pondus par les ♀♀ de *C. elegans* a fait l'objet d'un certain nombre de numérations. La méthode employée a été celle des dilutions (1), qui donne des résultats satisfaisants ($\pm 10\%$). Seuls les œufs nouvellement émis étaient comptés.

(1) Par contre, chez les espèces à fécondité moyenne de l'ordre du millier d'œufs, ces derniers étaient comptés un à un.

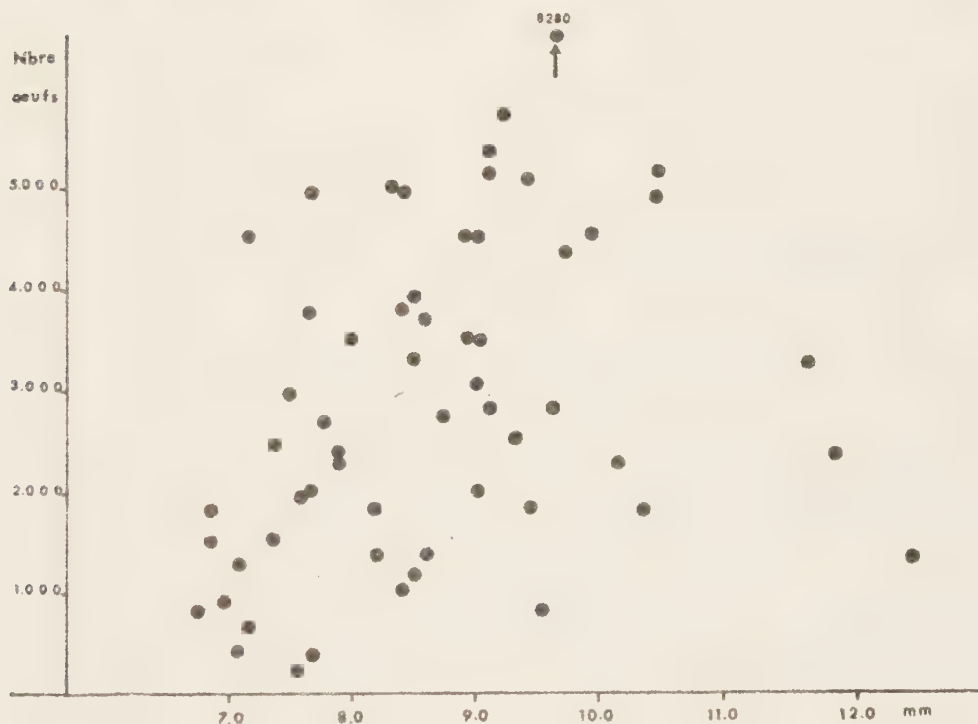
Comme pour la plupart des Crustacés parasites, la fécondité des *Cancericepon* est souvent très forte. Les chiffres obtenus varient entre 210 et 5.910, pouvant même atteindre (dans un seul cas toutefois) jusqu'à 8.280 œufs. Il est certain qu'un complexe de facteurs influe sur la fécondité.

Taille du parasite.

En règle générale, le nombre des œufs pondus chez les Crustacés est fonction de la taille de la ♀ ovigère, augmentant proportionnellement avec elle. Les écarts considérables relevés d'un individu à l'autre ne permettent pas de mettre cette relation en évidence. Pour ne citer qu'un exemple : deux ♀♀ de 3,7 mm de longueur contenaient respectivement 210 et 4.950 œufs.

Taille de l'hôte.

On ne trouve pas non plus de rapport bien net entre la fécondité du parasite et la taille de l'hôte (graphique 6). Des Crabes de même longueur peuvent être parasités par des *Cancericepon* de mêmes dimensions et le nombre des œufs varier également dans d'importantes limites. Ainsi, deux ♀♀ faisant chacune 3,8 mm sur les *Pilumnus* de 7,0 mm contenaient respectivement 360 et 4.530 œufs.



GRAPHIQUE 6

Cancericepon elegans. — Fécondité en fonction de la taille de l'hôte

Degré de déformation de l'hôte.

Cette grande disproportion s'explique cependant facilement et l'observation courante indique le principal facteur limitant ou favorisant la fécondité. Les Crabes ayant un parasite adulte présentent une déformation en forme de bosse sur le côté de la carapace qui augmente notablement l'espace disponible dans la cavité branchiale; or, la bosse n'est pas obligatoirement proportionnée à la taille de l'hôte. Pour des *Pilumnus* d'une longueur donnée, son importance peut varier fortement, d'où les chiffres disparates obtenus en ne tenant compte que de la dimension de son parasite ou de celle de son hôte. La fécondité paraît avant tout fonction

du volume de la cavité branchiale plus ou moins déformée qui dépend elle-même de l'action des deux premiers facteurs combinés.

La carapace des derniers Crabes mentionnés, représentée avec le profil de leurs parasites correspondants (fig. 27) dessinés avant la numération des œufs, met ce fait en évidence. Chez la ♀ A, dont la déformation est à peine visible, la cavité incubatrice est légèrement bombée, tandis que chez B, la bosse très prononcée contient un *Cancericepon* dont les oostégites fortement distendus par la masse des œufs forment un marsupium plus élevé en hauteur que la longueur du péréion.

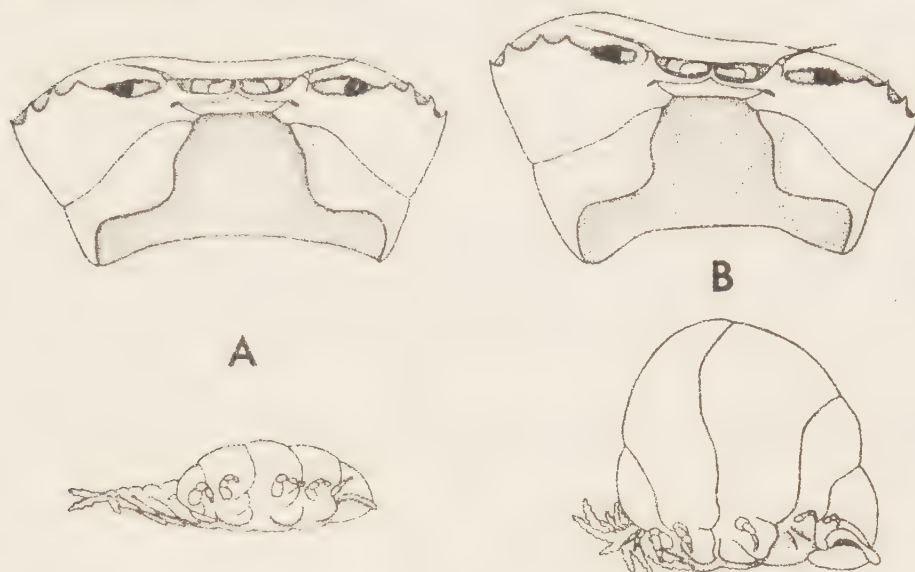


FIG. 27

Cancericepon elegans C. et B. — Développement du marsupium de la ♀ en fonction de la déformation de la carapace du *Pilumnus* (A-B).

STATISTIQUES D'INFESTATION

Sur l'ensemble du matériel examiné en Baie de Quiberon, soit 5.352 *Pilumnus*, 718 cas de parasitisme par *C. elegans* ont été dénombrés, donnant un taux d'infestation moyen de 13,4 %. Si nous tenons compte des cas où deux *Cancericepon* étaient trouvés ensemble sur le même hôte, ce qui s'est présenté 101 fois, nous obtenons alors 15,3 %.

Ce chiffre paraît assez élevé quand on le rapproche de celui indiqué par BONNIER (1900) pour Wimereux qui trouvait 1 % « dans les meilleures conditions » et « une fois en moyenne sur 200 Crabes environ ». Quelques sondages opérés par ailleurs ont cependant permis de constater qu'une intensité de l'ordre de celle de la Baie de Quiberon sévissait actuellement à Concarneau, Roscoff et Saint-Michel-en-Grève ($\chi^2 = 1,30$ et $1,33$ non significatif) et que ce pourcentage pouvait s'élever bien davantage en certains endroits abrités comme la rade de Brest (1) ($\chi^2 = 65,22$ hautement significatif) :

Saint-Michel-en-Grève.....	70 cas sur 493 <i>Pilumnus</i> , soit 14,2 %
Roscoff.....	149 cas sur 892 <i>Pilumnus</i> , soit 16,7 %
Rade de Brest.....	114 cas sur 285 <i>Pilumnus</i> , soit 40,0 %
Concarneau (Glénans).....	9 cas sur 98 <i>Pilumnus</i> , soit 9,2 %

Mais, en ce qui concerne les parasites et en particulier les Épicarides, il est aléatoire de prétendre comparer entre elles des localités dont la prospection a eu lieu à des époques diffé-

(1) Nous ne citerons pas Arcachon (27 cas sur 70 *Pilumnus* = 38,6 %), où le pourcentage de parasites est pourtant identique, pour la raison que les hôtes collectés sont tous de petite taille, ce qui ôte évidemment toute valeur comparative à la donnée statistique.

rentes, car le taux de parasitisme varie, pour une même région, selon l'endroit, le niveau bathymétrique, l'année et surtout la saison. Cette statistique montre tout simplement que *C. elegans* peut être considéré comme assez commun actuellement sur l'ensemble des côtes de Bretagne.

a. Variation locale.

Une dizaine de stations ont été prospectées à différentes reprises dans la baie. Le tableau 14 montre que la proportion des parasites varie d'un endroit à l'autre, les taux extrêmes obtenus étant 2,8 et 18,6 %.

La condition préalable de simultanéité des prélèvements n'ayant été que rarement remplie, il est difficile de savoir si les zones apparemment les plus infestées sont effectivement plus favorables que les autres au parasitisme. Dans les quelques cas où un rapprochement est possible, les écarts entre les taux d'infestation ne s'étant pas maintenus constants au travers des récoltes successives, ils ne sont donc pas significatifs.

De plus, pour un endroit donné, à niveau et faciès identiques, le pourcentage des individus parasités peut varier considérablement, les Crabes infestés paraissant rassemblés dans des aires très restreintes et très localisées.

Nous nous contenterons donc de dire que les *Cancericepon* ont été trouvés partout où il y a des *Pilumnus* et d'une manière générale, ils semblent d'autant plus nombreux que la densité de leur hôte est élevée. Ainsi, la partie est de la Baie de Quiberon où ceux-ci sont très communs, est plus riche en parasites que la partie ouest dont l'absence de champs de blocs importants ne favorise pas l'établissement de populations denses du Crabe.

b. Variation bathymétrique.

Les Bopyridae se répartissent sur l'ensemble de l'habitat des *Pilumnus* et se rencontrent aussi bien dans la zone intertidale que dans les eaux plus profondes : nous en avons récolté jusqu'à 92 m au large de Roscoff.

Stations	<i>Pilumnus</i>	<i>Cancericepon</i>	%
Erdeven	171	18	10,5
Saint-Pierre	13	2	15,4
Beaumar	193	22	11,4
Ker-Bihan	369	11	3,0
Tréhennarvour	183	34	18,6
Men-er-Bellec	162	9	5,5
Halvoret	3.739	563	15,0
Pierres Plates	375	48	12,8
Ker-Penhir	64	9	14,1
Rivière d'Auray	35	1	2,8
Divers	48	1	2,1
Total	5.352	718	13,4

TABLEAU 14
Cancericepon elegans. Taux d'infestation en Baie de Quiberon

En Baie de Morlaix, la différence entre les taux d'infestation des populations côtières et de profondeur est frappante. Sur 106 *Pilumnus* recueillis en dragages, 33 étaient parasités, soit 31,1 %, tandis que 41 individus provenant de marées sur 338 présentaient un *Cancericepon*, soit 12,1 % seulement ($\chi^2 = 18,52$ hautement significatif).

Nous avons essayé de voir si le niveau bathymétrique avait une influence aussi marquée sur la répartition des Crabes bopyrisés à l'intérieur même de la zone intertidale. A cet effet, un échantillon était prélevé au-dessus des Laminaires, un autre, le même jour, au bas des *Fucus*.

Le tableau 15 indique que les hôtes in ostés se rencontrent plus fréquemment à la limite inférieure du niveau des marées que dans la zone supérieure de leur habitat; ce qui semble confirmer les données obtenues en dragages.

Date	Niveau					
	Laminaires			Bas des Fucus		
	<i>Pilumnus</i>	<i>Cancr.</i>	%	<i>Pilumnus</i>	<i>Cancr.</i>	%
Janvier 1960.....	186	40	21,5	52	12	23,1
Avril 1958.....	99	7	7,1	127	10	8,6
Avril 1959.....	43	1	2,3	52	3	5,8
Mai 1958.....	46	2	2,2	30	1	3,0
Mai 1959.....	56	5	8,9	47	7	14,9
Juin 1958.....	70	7	10,0	18	0	—
Juin 1960.....	76	20	26,3	18	2	11,1
Octobre 1959.....	89	16	18,1	50	5	10,0
Novembre 1958.....	143	35	24,4	50	5	10,0
Novembre 1959.....	80	14	17,5	38	1	2,6
Décembre 1959.....	55	19	34,6	58	10	17,2
Total.....	943	166	17,6	540	56	10,4

TABLEAU 15

Cancericepon elegans. Influence du niveau sur la répartition des *Pilumnus* parasites (Halvoret)

Malgré la différence entre les taux de parasitisme ne se trouve pas réalisée dans toutes les récoltes. A une certaine époque, c'est-à-dire entre janvier et mai, les proportions d'individus porteurs du Bopyridae deviennent sensiblement les mêmes quel que soit le niveau. Cette dispersion saisonnière uniforme, qui contraste avec la concentration remarquée à partir du mois de juin, résulte peut-être d'une migration des jeunes Crabs au début de la période de reproduction de l'espèce.

c. Variation annuelle.

S'il n'est pas possible de comparer entre elles les statistiques fournies par des localités différentes, il n'en est pas de même des renseignements obtenus par la recherche des parasites dans une même station, étant donné le mode de prélèvement toujours effectué en des endroits déterminés et dans des conditions de récolte identiques. De telles observations présentent alors une valeur comparative certaine.

A l'Halvoret, le taux d'infestation annuel moyen a été le suivant pour les trois années envisagées :

$$\begin{array}{lcl}
 1958 : 121 \text{ } \textit{Cancericepon} \text{ sur } 1.124 \text{ } \textit{Pilumnus} = 10,8 \% & \left. \begin{array}{l} \chi^2 = 13,36 \text{ hautement} \\ \text{significatif} \end{array} \right\} \\
 1959 : 229 \text{ } \text{---} \text{ } 1.444 \text{ } \text{---} = 15,8 \% & & \\
 1960 : 196 \text{ } \text{---} \text{ } 1.000 \text{ } \text{---} = 19,6 \% & \left. \begin{array}{l} \chi^2 = 5,50 \text{ significatif} \end{array} \right\}
 \end{array}$$

Le parasitisme n'a donc fait qu'augmenter régulièrement au cours de ces dernières années, doublant presque d'intensité en deux ans; encore le pourcentage moyen pour 1960 est-il sans aucun doute nettement inférieur à la réalité, puisque les récoltes n'ont pas porté sur les trois derniers mois, lesquels représentent précisément la période la plus favorable à l'infestation.

A Wimereux, BONNIER (1900) avait déjà noté que certaines années étaient plus propices que d'autres pour la prolifération de *C. elegans*. Un autre exemple des fluctuations du parasite est fourni à Roscoff où l'espèce, qui n'existait pratiquement pas dans cette localité il y a une trentaine d'années (PÉREZ, *vide* MOUCHET, 1931) est maintenant commune.

Des variations analogues paraissent exister chez beaucoup d'autres Épicarides et l'on peut parler de véritables épidémies; mais, il est difficile de préciser à quels facteurs écologiques elles sont dues.

Quelle qu'en soit la cause, on comprend qu'il soit illusoire de comparer le degré de parasitisme entre deux localités si leur prospection n'a pas lieu en même temps. Il suffit de citer deux récoltes opérées exactement au même endroit de l'Halvoret et à la même époque (septembre) : en 1957, le taux d'infestation était de 10,3 % (6 cas sur 87 individus), en 1960, il s'élevait à 30,4 % (31/102).

d. Variation mensuelle.

La proportion des individus parasités dépend encore dans une très large mesure de la date à laquelle est effectué le prélèvement. Les *Cancericepon* n'infestant que les *Pilumnus* de petite taille, il est évident que leur taux de parasitisme suivra les fluctuations mensuelles de ces derniers, d'où des pourcentages variables selon la saison envisagée.

Les proportions de Crabs bopyrisés sur l'ensemble des récoltes mensuelles en Baie de Quiberon depuis 1957 (tableau 16 + graphique 7) présentent une première courbe régulière commençant en juillet avec 9,2 % pour atteindre progressivement son point culminant en décembre avec 21,8 %. Cette date correspond au maximum annuel des *Pilumnus* de 10 mm, qui constituent la classe modale des sujets porteurs du Bopyridae. Les parasites deviennent ensuite de moins en moins nombreux et en mars, leur taux n'est plus que de 8,3 %.

M o i s	Nombre d'individus	Parasites	%
Janvier.....	306	54	17,6
Février.....	322	39	12,1
Mars.....	551	46	8,3
Avril.....	573	71	12,4
Mai.....	308	45	14,5
Juin.....	321	44	13,7
Juillet.....	544	50	9,2
Août.....	833	110	13,2
Septembre.....	565	78	13,8
Octobre.....	516	81	15,7
Novembre.....	312	56	17,9
Décembre.....	201	44	21,8

TABEAU 16

Cancericepon elegans. Taux d'infestation mensuel

Une seconde pointe, moins importante que la première (13,7 %) se produit en juin. Apparemment anormale par sa situation, elle est simultanée avec une augmentation des jeunes Crabs à la même époque et doit être due, du moins on peut le supposer, à l'apparition en zone intertidale des individus provenant des pontes tardives de septembre. La méconnaissance de la biologie de l'hôte nous contraint à n'émettre que des hypothèses.



GRAPHIQUE 77

Cancriciepon elegans. — Taux de parasitisme mensuel

INFLUENCE DU PARASITISME SUR L'HÔTE

a. Action sur la mue.

Au sujet de la mue, BONNIER (1900) écrivait que : « l'un des effets les plus constants produits par l'infestation de l'Épicaride est de faire cesser les mues de son hôte », sauf, toutefois, lorsque les Crustacés sont infestés par de jeunes parasites. Des observations plus récentes ont démontré l'inexactitude de cette affirmation dans nombre de cas. Par exemple, chez *Palaemon elegans* Rathke et *P. serratus* (Pennant), le cycle d'intermue n'est pas perturbé par la présence d'un Bopyre et sa durée est identique (1) chez les individus indemnes et parasités (CAROLI, 1927; NOUVEL, 1933).

Nous avons pu observer, en élevage, que l'exuviation pouvait se produire chez la plupart des Décapodes porteurs de Bopyridae, y compris *Pilumnus hirtellus*, ce qui avait déjà été signalé par PÉREZ (1923a); mais nous n'avons pas contrôlé si les mues étaient alors retardées. En tout cas, si le développement des jeunes ne paraît guère modifié, la taille maximale des hôtes infestés indique soit un arrêt de la croissance des *Pilumnus*, soit la perte du parasite à ce moment; cette taille correspond à la mue de puberté que les ♀♀ semblent assez rarement atteindre puisque seulement 25 adultes ont été récoltés.

Le mécanisme d'inhibition n'a pas été étudié et l'on ignore si à partir d'un certain stade le Bopyridae agit directement sur l'hormone de la mue de l'hôte ou indirectement en épuisant ses réserves. Le fait de trouver des *Cancriciepon* adultes et ovigères sur des individus encore mous paraît devoir écarter la première hypothèse. Il en est de même chez les spécimens ayant acquis les caractères morphologiques externes de la maturité dont cinq seulement contenaient une jeune ♀, tous les autres étant pourvus d'un parasite adulte, voire de deux ou même, une fois, associé avec un *Cancrion* rempli d'œufs. Ces cas amènent à considérer que l'influence sur l'hôte doit varier considérablement d'un individu à l'autre, peut-être par suite des conditions de nourriture offertes aux *Pilumnus*.

b. Déformation de la carapace.

Tous les *Pilumnus* parasités par un *Cancriciepon* adulte (souvent même ceux qui présentent une jeune ♀) ont, sur le côté infesté, une déformation en forme de bosse, révélant la présence du Bopyridae. Cette bosse apparaît comme une convexité plus ou moins saillante

(1) CALLAN (1940) dit même que les mues sont alors plus fréquentes chez le premier hôte et chez *P. xiphias* (Risso).

sur le bord de la carapace et s'accompagne d'un élargissement du branchiostégite correspondant, ainsi que d'un léger déplacement des dents latérales, le tout ayant pour conséquence une augmentation notable du volume interne de la cavité branchiale.

L'explication donnée par GIARD et BONNIER (1887) sur la formation de la bosse ne peut être retenue. Pour ces auteurs, la larve cryptoniscienne pénètre dans la cavité branchiale d'un Crabe mou et se transforme en adulte avant le durcissement de la carapace de l'hôte, celle-ci éponant, en se durcissant, le contour du parasite. Ce serait admettre une vitesse de croissance de la part du *Cancericepon* extraordinairement rapide puisque, ainsi que l'a établi DRACH (1939), il ne s'écoule que quelques heures entre le moment où l'exuviation se produit et l'étape C2, stade où la carapace est dure. D'autre part, PÉREZ (1923a) a remarqué que certains *Nantho inaeus* présentaient une bosse apparemment trop grande pour le parasite qu'elle abritait, ce qui exclut alors l'idée de « moulage » des précédents auteurs.

Les observations de CAROLI (1927) et TCHERNICOVITZ (1960) paraissent très bien expliquer le processus de sa formation chez *Bopyrus squillarum* Latreille. Chez cette espèce, la mue du parasite s'effectue presque immédiatement après celle de son hôte, *Palaemon serratus*. Or, au moment de son exuviation, le Bopyre se livre à d'amples mouvements dorso-ventraux pour se débarrasser de son ancienne cuticule. TCHERNICOVITZ émet alors l'hypothèse que ces mouvements peuvent également avoir pour effet indirect de dilater la paroi molle de la cavité branchiale qui, en se durcissant, forme une logette plus ou moins spacieuse.

On peut supposer que cette action purement mécanique est à l'origine de la déformation de la carapace de tous les Décapodes infestés par des Bopyridae. Dans ce cas, il faut admettre ou que l'exuviation des parasites est toujours immédiatement consécutive à celle de l'hôte (mais alors le processus mue-ponte serait décalé, la première pouvant se produire au milieu de l'incubation, ce qui présenterait des inconvénients pour les embryons) ou bien que les mouvements caractéristiques sont également provoqués par la mue du Décapode, mais peuvent se manifester aussi pour un autre objet que la mue du parasite à la différence de *Bopyrus squillarum*. Cette seconde possibilité nous semble plus probable.

c. Action sur les gonades.

Chez les ♀♀ de *P. hirtellus*, les ovaires commencent à se développer et à entrer en vitellogénèse seulement à partir de la mue de puberté. En ne tenant compte que des individus adultes recueillis pendant la période où la gamétogénèse est ordinairement achevée chez cette espèce, c'est-à-dire entre janvier et le mois d'août, nous n'avons trouvé que 3 individus sur 12 dont les organes génitaux étaient plus ou moins développés, tous les autres présentaient des gonades vides. Une ♀ seulement avait des ovaires normaux avec des oocytes au stade 5 (BOURDON, 1962a); chez la seconde, les ovules parvenus au stade 3 étaient nettement en cytolysse; chacune était infestée par une ♀ de *Cancericepon* ovigère. La dernière, au contraire, contenait un jeune Bopyridae du stade 3, ses gonades étaient réduites, mais elle portait des œufs venant d'être pondus et d'ailleurs relativement peu nombreux; chez les ♂♂, on observe parfois une réduction des testicules (R. HAMOND, communication écrite).

On peut donc conclure que, dans les cas assez rares où les *P. hirtellus* parasités parviennent à l'état adulte, *C. elegans* se comporte différemment selon le stade acquis et l'on peut envisager les trois éventualités suivantes :

1. Si l'hôte et le parasite arrivent en même temps à maturité (ce qui est la règle générale), le *Cancericepon* empêche le développement ovarien;
2. Mais s'il parvient à l'état adulte quand l'hôte est déjà en gamétogénèse, l'évolution des gonades est arrêtée et les ovaires sont alors résorbés;
3. Par contre, si la fixation a eu lieu tardivement, c'est-à-dire peu avant la mue de puberté, la présence d'un jeune parasite n'empêche ni la gamétogénèse ni la ponte bien qu'elle entraîne, semble-t-il, une restriction de la fécondité.

Ces faits pourraient s'expliquer tout naturellement par le détournement des importantes réserves nutritives nécessaires aux pontes de l'hôte ou encore causés par des facteurs hormonaux.

d. Action sur les caractères sexuels externes.

Elle se montre nulle dans la plupart des cas. A peine avons-nous observé un très léger élargissement de l'abdomen chez quelques rares *Pilumnus* ♂♂. Toutefois, chez l'unique spécimen de ce sexe récolté en Grande-Bretagne, les pléopodes sont modifiés et l'abdomen moins étroit, approchant celui de la ♀ (R. HAMOND, communication écrite).

PERTE DU PARASITE

Il arrive parfois de rencontrer un *Pilumnus* montrant une bosse bien développée, mais dépourvu de parasite. Ces cas sont, toutefois, très rares : nous n'en avons observé que dix en tout. Les dimensions de ces individus, comprises entre 9,2 et 13,7 mm (huit d'entre eux ne dépassant pas la classe de 12,0 mm) sont donc encore éloignés de la taille maximale des Crabes infestés. Sans doute ne s'agit-il pas de Bopyridae parvenus au terme de leur existence et dont l'hôte se serait débarrassé après leur mort naturelle, mais plus probablement d'une perte accidentelle, celle-ci s'étant peut-être produite à l'occasion d'une mue des *Pilumnus*.

INFESTATIONS BILATÉRALES ET SIMULTANÉES

a. Infestations bilatérales.

La présence de deux *Cancericepon* sur un même hôte a été notée 101 fois sur 718 cas de parasitisme, soit 14,1 %; autrement dit, un *Pilumnus* sur sept parasites en moyenne est bibopyrisé.

Cette proportion importante est pourtant normale. En effet, si l'on suppose que le second Bopyridae se fixe indifféremment aussi bien sur les individus indemnes que déjà parasités, le pourcentage des infestations bilatérales sur ces derniers doit être identique à celui des cas de parasitisme simple sur les Crabes. C'est précisément ce qui se produit puisque le chiffre obtenu sur les *Pilumnus* est de 13,4 % ($\chi^2 = 0,16$ non significatif).

Le nombre d'infestations doubles ne diffère pas selon le sexe (♂♂ = 16,2 %; ♀♀ = 11,8 % — $\chi^2 = 2,95$ non significatif), mais se montre variable d'une année sur l'autre, augmentant parallèlement à celui des cas simples (tableau 17).

A n n é e	Nombre de parasites	Cas doubles	Nombre de <i>Pilumnus</i>	%
1958	122	12	786	9,8
1959	229	31	1.094	13,5
1960	196	37	793	18,9

TABLEAU 17

Cancericepon elegans. Nombre d'infestations bilatérales par année à l'Halvoret

Ceci étant constaté, il est intéressant de savoir si la double infestation se produit en même temps ou, au contraire, à des époques différentes. L'examen du tableau 18, en indiquant comparativement le stade évolutif de chacun des parasites, permet de répondre à cette question.

Dans les sept cas où les stades sont différents, il est évident que les larves cryptonisciennes ont pénétré dans les cavités branchiales du *Pilumnus* l'une après l'autre, parfois même après un laps de temps assez long comme le laisse présumer la présence de ♀♀ ovigères avec des stades 2 et 3. Par contre, en ce qui concerne les stades de développement identique (1), il semble bien que dans les vingt-sept cas se rapportant aux autres ♀♀ juvéniles, celles-ci

(1) On peut considérer ainsi deux stades successifs.

Stade	Stade 1	Stade 2	Stade 3	Stade 4	Stade 5	♀ ♀ A
Cryptonisciens	—	—	—	1	—	—
Stade 1.....	1	1	—	—	—	—
— 2.....	—	6	3	1	—	2
— 3.....	—	—	10	1	—	3
— 4.....	—	—	—	2	3	—
— 5.....	—	—	—	—	—	2
♀ ♀ adultes.....	—	—	—	—	—	59

TABLEAU 18

Stades respectifs des *Cancricepon* dans les cas d'infestation double

soient arrivées ensemble sur l'hôte. Quant aux ♀♀ adultes, il est impossible de dire comment s'est produite l'infestation, le second parasite pouvant très bien s'être fixé longtemps après l'autre et avoir atteint la maturité depuis. Faisant abstraction des stades 6, on peut donc conclure que dans 80 % environ des cas la fixation des deux cryptonisciens s'effectue simultanément.

b. Infestations simultanées.

Avec Cancrion miser Giard et Bonnier.

Il est bien connu que certains Crustacés décapodes porteurs d'un Rhizocéphale peuvent être, en même temps, infestés par un Épicaride. Souvent, la présence des deux parasites sur le même hôte est due au hasard et peut s'expliquer par l'existence simultanée de deux épidémies dans une localité donnée; mais, parfois, l'association se réalise avec une fréquence nettement supérieure à l'attente théorique, ce qui permet de conclure qu'elle résulte d'une nécessité biologique pour l'une des espèces. Cette association constitue ce que l'on appelle un cas de parasitisme simultané et pose un problème éthologique des plus intéressants et des plus étudiés.

L'Épicaride rencontré avec le Rhizocéphale est soit un Entoniscien, soit un Phyxidae ou encore un Bopyridae. Les espèces jusqu'ici intéressées sont les suivantes :

Lernaeodiscus porcellanae + *Entoniscus porcellanae* (MÜLLER, 1862);
Peltogaster purpureus + *Anathelges resupinatus* (MÜLLER, 1862);
Sacculina carcini + *Portunion maenadis* (GIARD, 1866; VEILLET, 1945);
Sacculina carcini + *Portunion salvatoris* (GIARD et BONNIER, 1887);
Gemmosaccus sulcatus + *Athelges lorifera* (PÉREZ, 1934);
Septosaccus rodriguezi + *Urocryptella diogeni* (CODREANU, 1941);
Septosaccus rodriguezi + *Parathelges racovitzae* (ALTÈS, 1962).

A cette liste, la présente étude permet d'ajouter un nouvel exemple de ce genre d'infestation, lequel a pour originalité de se produire sans la participation d'un Rhizocéphale et met en cause, pour la première fois semble-t-il, deux Épicarides : un Bopyridae + un Entoniscien.

En effet, en ne tenant compte que des *Pilumnus* de taille inférieure à 15,0 mm, seuls susceptibles d'être infestés par des *C. elegans*, nous avons obtenu 70 cas de parasitisme par l'Entoniscien *Cancrion miser* Giard et Bonnier se répartissant ainsi :

15 *Cancrion* sur 3.308 individus sans *Cancricepon* = 0,4 % } $\chi^2 = 174,81$;
55 *Cancrion* sur 717 individus avec *Cancricepon* = 7,6 % } (hautement significatif).

On voit donc que l'Entoniscien parasite les *Pilumnus* bopyrisés 19 fois plus souvent que les indemnes. L'association *Cancricepon* + *Cancrion* n'est par conséquent pas due à une rencontre fortuite des deux parasites sur le même hôte, mais s'identifie aux cas d'infestation simultanée déjà signalée avec les Rhizocéphales.

La question se pose naturellement de savoir quel est le premier parasite à s'établir sur l'hôte qui favorise ensuite la fixation du second. Le tableau 19 où se trouve précisé le degré de développement des *Cancerion miser* (jeunes ♀♀ et adultes) permet de constater que l'Entoniscien peut infester les Crabes à n'importe quel moment de leur existence : des « asticots » ont été trouvés sur des individus indemnes de Bopyridae de 18,2 à 22,6 mm, tandis qu'un spécimen de 12,1 mm contenait une ♀ déjà ovigère.

Stades		Classe (mm)																
		7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Jeunes . .	-	2	-	-	1	-	2	1	3	-	2	2	1	-	1	1	1	1
	+	1	2	12	14	7	4	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Adultes .	-	-	-	-	-	-	2	2	-	1	2	3	2	2	-	1	-	-
	+	-	1	3	4	2	1	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-

TABLEAU 19

Stades des *Cancerion* en fonction de la taille de l'hôte et de la présence (+) d'un *Cancericepon*

Il semblerait donc que, dans les cas de parasitisme simultané, les *Cancericepon* se fixent les premiers, créant ainsi des conditions favorables à l'établissement du *Cancerion*, et tiennent ici le rôle joué par les Rhizocéphales dans leur association avec un Épicaride.

Quant à savoir quelles sont ces conditions favorables, on en est encore dans le domaine des hypothèses. On a parlé, dans ces cas-là, de diminution de l'immunité ou d'attraction chimio-tactique de la part de l'hôte, mais aucun argument valable n'a été avancé. Étudiant le complexe *Sacculina carcini* + *Portunon maenadis*, VEILLET (1945) donne une explication beaucoup plus simple et très plausible. Pour cet auteur, la Sacculine affaiblit le *Carcinus* parasité qui devient plus ou moins amorphe. Cet état se répercute notamment dans le soin apporté au nettoyage des branchies et de la carapace. Ainsi s'expliquerait la présence plus fréquente d'épizoaires (1) nombreux sur les Crabes sacculinés que sur les indemnes et une pénétration plus facile des larves de *Portunon* par suite du ralentissement de l'activité des pièces buccales et des épipodites branchiaux, voies d'accès ordinaires des cryptonisciens ainsi que l'a observé VEILLET.

Sur les 55 cas de parasitisme simultané, 47 *Cancerion* (85 %) étaient trouvés sur des *Pilumnus* porteurs de *Cancericepon* adultes; les autres, associés à des ♀♀, dont la plus jeune avait atteint le stade 3, étaient des « asticots », sauf un, un peu plus évolué. On peut donc supposer que l'action exercée sur l'hôte par le Bopyridae s'accroît évidemment avec le développement du parasite, affaiblissant d'autant plus le *Pilumnus* que le *Cancericepon* est âgé. Ce premier parasitisme rendrait par suite l'hôte plus vulnérable à une infestation ultérieure par l'Entoniscien dont la fréquence serait proportionnelle à l'état d'affaiblissement des Crabes.

Admettant cette hypothèse, on devrait alors trouver une proportion de cas de parasitisme simultané beaucoup plus importante chez les individus porteurs de deux *C. elegans*. Or, la présence du *Cancerion* a été notée 11 fois sur les 101 individus bibopyrisés, soit 10,9 % tandis qu'elle s'observait 44 fois pour l'ensemble des 616 Crabes à un seul Bopyridae, soit 7,1 % ($\chi^2 = 0,99$ non significatif).

(1) Parasités ou non, les *Pilumnus* en sont toujours pratiquement dépourvus; c'est l'inverse pour les *Xantho*.

Avec *Sacculina gerbei* Bonnier.

Le Rhizocéphale de *P. hirtellus*, *Sacculina gerbei* Bonnier peut aussi être rencontré avec *C. elegans*, mais c'est tout à fait par hasard ainsi que le prouve la rareté de cette association : un seul cas sur 43 *Pilumnus* de — 15.0 mm sacculinés.

Le Turbellarié *Fecampia erythrocephala* Giard (1), parasite banal des Pagures, a été quelquefois obtenu dans les *Pilumnus* (une dizaine de cas); un de ces hôtes était en même temps hopyrisé.

6. CANCRICEPON PILULA Giard et Bonnier, 1887

RÉFÉRENCES :

- 1886, *Cepon pilula* GIARD et BONNIER, p. 44 (*nomen nudum*).
1887, *Cancricepon pilula* GIARD et BONNIER, p. 73, pl. II, fig. 1-2.
1900, *Cancricepon pilula* BONNIER, p. 262.

MATÉRIEL EXAMINÉ :

Sur *Xantho incisus* Leach. — France : 51 spécimens, Roscoff; 60 spécimens, Baie de Quiberon; 12 spécimens, Guéthary (R. B. coll.).

MORPHOLOGIE

La morphologie de cette espèce dont la validité reste à démontrer a déjà été vue au chapitre « Les espèces du genre *Cancricepon* »; il n'est donc pas nécessaire d'y revenir ici. Rappelons seulement qu'en relation avec la taille plus grande de l'hôte, les ♀♀ adultes de *C. pilula* sont également de dimensions plus élevées : entre 3,1 et 8,6 mm et leurs ♂♂ de même évidemment : entre 1,2 et 3,2 mm.

HÔTE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Seulement connu sur les *Xantho incisus* Leach des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique : Roscoff (PÉREZ, *vide* MOUCHET, 1931; BOURDON, 1963), Concarneau (BONNIER, 1887); Baie de Quiberon (BOURDON, 1960); Guéthary (R. B. coll.).

BIOLOGIE

Les données relatives à la biologie de l'espèce se rapportent presque exclusivement à la Baie de Quiberon. Étant donné la petite quantité de *C. pilula* recueillis (2), nous ne pouvons donner que des indications brèves et fragmentaires. Certains points (nombre de pontes, durée d'incubation) ont d'ailleurs déjà été vus précédemment à propos de *C. elegans*.

1. Fixation du parasite

a. Période de fixation.

La seule larve cryptoniscienne trouvée directement sur les branchies d'un *Xantho* fut récoltée au mois d'août. Les stades juvéniles sont surtout trouvés à cette date et en juillet, et même (tableau 20), avec un seul cas, en octobre. Cette période correspond à celle où les jeunes Crabes rejoignent la population intertidale.

b. Conditions de fixation.

Taille de l'hôte.

Le nombre des parasites varie aussi dans d'importantes limites, selon la classe considérée, étant maximum entre 15 et 20 mm dans les deux sexes (tableau 21). Cette classe est bien inférieure à la taille modale des *X. incisus*, située entre 40 et 45 mm pour les ♂♂ et les

(1) Bien qu'il s'agisse invariablement de *Fecampia* grégaires, J.-P. L'HARDY les détermine comme appartenant à cette espèce.

(2) Surtout due au fait que les *Xantho* sont beaucoup moins communs que les *Pilumnus*, du moins en Bretagne, car c'est l'inverse à Guéthary.

Stade	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
1.....								+				
2.....								+				
3.....							+	+		+		
5.....							+					
6.....	+		+	+	+	+	+	+		+	+	+

TABLEAU 20

Cancricepon pilula. Dates de récolte selon le stade du parasite

différence éthologique avec les *Pilumnus* chez lesquels la modalité des individus parasités coïncide pratiquement avec celle de l'hôte.

On remarquera à nouveau que les plus jeunes Crabes sont beaucoup moins attaqués par le Bopyridae, indication supplémentaire laissant présumer que la fixation des *Cancricepon* ne se produit pas au moment où l'hôte devient benthique, mais probablement après un certain nombre de mues post-larvaires.

		Classe											
		5/10	10/15	15/20	20/25	25/30	30/35	35/40	40/45	45/50	50/55	55/60	60/65
♂	Nombre d'individus.	5	41	83	107	96	135	146	172	128	157	111	24
	Parasités	-	1	11	4	2	-	-	-	-	-	-	-
	%	-	2,4	13,3	3,7	2,1	-	-	-	-	-	-	-
♀	Nombre d'individus.	3	26	108	162	207	211	241	284	228	49	2	-
	Parasités	1	2	16	7	-	-	-	-	-	-	-	-
	%	-	7,7	14,8	4,9	-	-	-	-	-	-	-	-
TOTAL	Nombre d'individus.	8	67	191	269	303	346	387	456	356	206	113	24
	Parasités	1	3	27	11	2	-	-	-	-	-	-	-
	%	-	4,5	14,1	4,1	0,7	-	-	-	-	-	-	-

TABLEAU 21

Cancricepon pilula. Taux de parasitisme des *X. incisus* selon le sexe et la taille de l'hôte (Baie de Quiberon)

Sexe de l'hôte.

A l'inverse de *Pilumnus*, le sexe de l'hôte ne paraît pas avoir d'influence sur l'infestation :

$$\left. \begin{array}{l} \sigma\sigma = 18 \text{ Cancricepon sur 1.205 Xantho} = 1,5 \% \\ \text{♀♀} = 26 \text{ Cancricepon sur 1.521 Xantho} = 1,7 \% \end{array} \right\} \chi^2 = 0,82 \text{ non significatif}$$

Position du parasite.

Sur les 26 cas où la position a été notée, on trouve 15 fois l'Épicaride fixé dans la cavité branchiale droite et 11 fois dans la gauche, soit 58 % dans la première, différence non significative.

2. Évolution du parasite

Les formes juvéniles sont mal représentées dans nos récoltes; néanmoins, d'après les quelques exemplaires obtenus, l'évolution de *C. pilula* paraît, à la fois morphologiquement et biologiquement, très semblable à celle de *C. elegans*. Cinq stades successifs ont pu être déterminés d'après les critères retenus pour l'espèce précédente (le stade 4 n'ayant pas été trouvé) : ils correspondent à des hôtes de grandeur progressive, le degré de développement du parasite étant, comme chez celui des *Pilumnus*, fonction de la taille des *Xantho*, c'est-à-dire indiquant une croissance parallèle :

- Stade 1 : sur *Xantho* de 6,8 mm
- Stade 2 : sur *Xantho* de 13,3 à 15,8 mm
- Stade 3 : sur *Xantho* de 13,7 à 16,3 mm
- Stade 5 : sur *Xantho* de 19,5 à 21,6 mm
- Stade 6 : sur *Xantho* de 16,5 à 27,9 mm

Nous avons conservé pendant longtemps un *X. incisus* parasité de 28,5 mm capturé le 27 mars 1963 à Roscoff. Le 30 mai 1964, n'ayant pas encore obtenu de pontes, nous avons ouvert le crabe (lequel n'avait jamais mué). Or, sous le branchiostégite se trouvait une ♀ bien vivante, au stade 5 (préadulte) de 4,6 mm de long. Étant donné que l'hôte présentait une légère bosse au moment de sa récolte, le Bopyridae était sûrement parvenu alors au stade 2 — sinon 3. Cette observation indique donc une croissance anormalement lente comparée à celle de *C. elegans* : quatorze mois pour évoluer d'un ou deux stades ! Mais les conditions toujours défectueuses d'élevage se répercutent peut-être défavorablement sur le développement de l'Épicaride.

Le même jour, au même endroit, nous avons également recueilli un second spécimen : il s'agit du *C. pilula* ayant fourni neuf pontes consécutives. Ce dernier avait pondu pour la dernière fois le 14 janvier 1964 et durant trois mois et demi aucune émission ne s'était produite ultérieurement. Le 30 avril 1964, en ouvrant le *Xantho*, nous eûmes la surprise de trouver sous le côté parasité nettement déformé, non une ♀ adulte, mais une juvénile seule de 5,5 mm au stade 4 ! A moins de supposer que cette dernière accompagnait le couple, il faut donc admettre que l'ancienne ♀ ovigère a disparu et que le ♂ s'est alors transformé en ♀. Une telle inversion sexuelle ne présenterait rien d'extraordinaire puisque REVERBERI (1947) a pu en réaliser expérimentalement avec *Ione thoracica* (Montagu) et *Gyge branchialis* Cornalia et Panceri.

Des ♂♂ surnuméraires ont été notés à deux reprises sur ♀♀ ovigères; il s'agit dans le premier cas d'un adulte + un juvénile, dans le second de deux adultes.

3. Reproduction

La ponte se déroule probablement toute l'année (février et septembre étant les seuls mois durant lesquels aucune ovigère ne fut capturée).

La fécondité est fonction des mêmes facteurs mentionnés chez *C. elegans*. Sur une vingtaine de numérations, le nombre des œufs émis variait entre 3.430 et 9.570 pour des ♀♀ de longueur comprise entre 5,8 et 8,2 mm.

STATISTIQUES D'INFESTATION

Les taux de parasitisme par *C. pilula* relevés dans les trois localités prospectées sont les suivants :

- Roscoff : 34 *Cancricepon* sur 321 *Xantho* = 10,6 %;
- Baie de Quiberon : 44 *Cancricepon* sur 2.726 *Xantho* = 1,6 %;
- Guéthary : 11 *Cancricepon* sur 462 *Xantho* = 2,4 %.

Si l'espèce paraît assez commune sur la côte nord de Bretagne, elle présente un degré d'infestation très faible comparativement à celui de *C. elegans* en Baie de Quiberon. Les chiffres ci-dessus indiqués possèdent d'ailleurs une valeur restreinte puisqu'ils portent sur l'ensemble du matériel récolté; or, comme chez les *Pilumnus*, la taille des *Xantho* parasités est toujours réduite, le plus grand spécimen avec un Bopyridae ne dépassant pas 27,5 mm de largeur. Cependant, même en considérant uniquement les *X. incisus* susceptibles d'être infestés, c'est-à-dire inférieurs à 30 mm, soit 838 individus, le taux d'infestation n'atteint guère plus de 5,2 %; ce pourcentage reste encore très bas par rapport à celui des *C. elegans* calculé dans les mêmes conditions : 17,8 %. A Guéthary où l'hôte est beaucoup plus fréquent que les *Pilumnus* et où sa taille n'excède pas 35 mm, la proportion de Crabes bopyrisés se montre également peu importante.

Variation locale.

Quatre stations seulement sur la vingtaine prospectées ont fourni le parasite en Baie de Quiberon : Halvoret, Ker-Bihan, Tréhennarvour et Erdeven. A part Beaumer, les autres n'avaient pas donné un matériel suffisant pour espérer y rencontrer *C. pilula*. La position géographique de ces localités permet donc de dire que l'espèce est répandue partout dans la région.

Le tableau 22 souligne à nouveau combien il est nécessaire de tenir compte de la taille des hôtes pour évaluer le taux de parasitisme et interpréter les statistiques. Ainsi, d'après l'échantillon global, les pourcentages d'infestation à l'Halvoret et à Erdeven diffèrent sensiblement, ce dernier endroit ayant donné proportionnellement trois fois plus de parasites. En fait, cette localité se montre apparemment plus parasitée parce que la population des *Xantho* est formée de près de 70 % d'individus de moins de 30 mm; à l'Halvoret, au contraire, ceux-ci représentent seulement 28 % des spécimens récoltés. Cette disproportion est due tout simplement au biotope propre à chaque endroit : massifs d'Hermelles dans lesquels les Crabes, retenus prisonniers, n'atteignent jamais de grandes dimensions, à Erdeven, blocs laissant les Crustacés libres d'évoluer à l'Halvoret (1).

	Stations			
	Halvoret	Ker-Bihan	Tréhennarvour	Erdeven
Échantillon global	1.582	313	38	336
Parasites.....	27	1	1	15
Pourcentage	1,7	0,3	-	4,5
Individus de moins de 30 mm.	442	62	2	218
Pourcentage	6,1	1,6	-	6,9

TABEAU 22

Cancericepon pilula. Taux de parasitisme en fonction de la station et des échantillons globaux ou des individus inférieurs à 30 mm

Il est intéressant de constater que le degré de parasitisme est identique que le faciès soit abrité ou battu. Mais peut-être les conditions particulières de biotope réalisées à Erdeven contrebalancent-elles l'effet défavorable à l'infestation (dispersion des larves) que l'on peut théoriquement supposer sur la Côte Sauvage.

(1) Toutefois, le nombre des infestations doubles est beaucoup plus élevé chez *X. incisus* à Erdeven (60 %) qu'à Halvoret (19,2 %).

D'autre part, on remarquera le faible pourcentage d'individus infestés à Ker-Bihan (déjà observé chez les *Pilumnus* de cet endroit) et l'absence de parasites à Beaumer, situé à proximité (mais où *C. elegans* est au contraire commun).

b. Variation annuelle.

Aucune variation sensible du taux annuel de parasitisme n'a été notée :

1958 = 7 cas sur 487 individus = 1,4 %	{ $\chi^2 = 1,53$ non significatif.
1959 = 14 cas sur 505 individus = 2,8 %	
1960 = 5 cas sur 481 individus = 1,0 %	{ $\chi^2 = 3,05$ non significatif.

Il n'y a donc pas, dans le cas présent, d'augmentation progressive comme nous l'avons constaté plus haut chez *C. elegans*, ce qui est assez curieux si l'on considère les deux espèces synonymes; mais les réactions spécifiques des hôtes peuvent évidemment être différentes.

INFLUENCE DU PARASITISME SUR L'HÔTE

D'après PÉREZ (1923 a-b, 1924 b), tant que le *Cancericepon* est jeune, il n'empêche pas le *Xantho* de muer, mais parvenu à l'état adulte, le détournement des réserves de l'hôte nécessaires à l'élaboration des pontes répétées du parasite épuise suffisamment le Crabe pour supprimer ses mues. Chez les ♀♀, la présence de deux Bopyridae ou d'un *C. pilula* et d'un *Cancerion* n'arrive pas à faire disparaître l'ovaire; toutefois, si les oocytes peuvent se développer jusqu'à un certain stade, il semblerait qu'ils soient ensuite résorbés.

Dans la collection de la station biologique de Roscoff se trouve un *X. incisus* ♂ de 34,3 mm (1) dont l'abdomen est frangé de poils serrés tandis qu'il se montre lisse chez les individus normaux; c'est le seul spécimen infesté présentant une modification des caractères sexuels secondaires.

INFESTATIONS BILATÉRALES ET SIMULTANÉES

a. Infestation bilatérale.

Les cas sont particulièrement fréquents : sur les 44 *C. incisus* porteurs de *C. pilula*, 16 présentaient deux *Cancericepon*, soit 36,4 % ou un individu bibopyrisé sur trois *Xantho* parasités ($\chi^2 = 218,78$ hautement significatif).

Contrairement à ce qui se passe avec les *Pilumnus* chez lesquels le taux d'infestation double est normal, c'est-à-dire reste équivalent à celui des cas simples, chez les *Xantho*, les *Cancericepon* se fixent donc beaucoup plus souvent sur des hôtes déjà bopyrisés que sur les indemnes (avec une fréquence 22 fois plus grande).

Malheureusement, la faible représentation des ♀♀ juvéniles dans notre matériel ne permet pas de savoir si la fixation des larves s'effectue simultanément ou se produit avec un décalage, auquel cas on pourrait alors attribuer au premier Bopyridae une influence directe ou indirecte (en affaiblissant l'hôte) sur le second.

b. Infestation simultanée.

— Avec *Cancerion floridus* Giard et Bonnier.

L'Entoniscien *Cancerion floridus* Giard et Bonnier, peu fréquent en Baie de Quiberon (0,5 %), peut parfois être trouvé sur des *Xantho* déjà pourvus d'un *Cancericepon*. Cette association a été rencontrée trois fois. Ce sont d'ailleurs les seuls Entonisciens observés sur des hôtes mesurant moins de 30 mm. Étant donné que la taille importe peu pour la fixation de cette espèce, on peut supposer que les *C. pilula* déjà installés ont favorisé leur infestation.

— Avec *Sacculina gerbei* Bonnier.

Un seul cas à noter, à Guéthary, où le Rhizocéphale est relativement fréquent (8,0 %).

(1) C'est d'ailleurs le plus grand exemplaire parasité que nous ayons vu.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTES (J.), 1962.- Sur quelques parasites et hyperparasites de Clibanarius erythropus (Latreille) en Corse. Bull.Soc.Zool.France, 87 (88-97).
- ATKINS (D.), 1933.- Pinnotherion vermiforme Giard et Bonnier, an Entoniscid infecting Pinnotheres pisum. Proc.Zool.Soc.London, 1 (319-363).
- AUDOUIN (V.) et MILNE EDWARDS (H.), 1826.- Appendice au mémoire précédent, à l'occasion d'un petit Crustacé Isopode qui vit sous le test de la Callianassa. Ann.Sc.nat., 9 (359-361).
- BAFFONI (G.M.), 1950.- La castrazione parassitaria da Ione thoracica i da Parthenope subterranea un Callianassa laticauda. Arch.oceanogr.Linn.Roma, 6 (215-224).
- BAFFONI (G.M.), 1953.- Modificazione metaboliche dell'epatopancreas di Callianassa laticauda nella castrazione parassitaria. R.C.Accad.Lincei, 8 (436-442).
- BARNARD (K.H.), 1940.- Contributions to the Crustacean Fauna of the South Africa. XII. Further additions to the Tanaidacea, Isopoda and Amphipoda, etc. Ann.S.Africa Mus., 32 (381-543).
- BATE (Sp.) et WESTWOOD (J.O.), 1868.- A history of the British sessile-eyed Crustacea. II. London (1-536).
- BONNIER (J.), 1887.- Catalogue des Crustacés Malacostracés recueillis dans la Baie de Concarneau. Bull.Sc.du Nord, 10 (199-262, 296-356, 361-422).
- BONNIER (J.), 1900.- Contributions à l'étude des Epicarides : les Bopyridae. Trav.Stat.Zool.Wimereux, 8 (1-475).
- BOURDON (R.), 1960.- Rhizocéphales et Isopodes parasites des Décapodes marcheurs de la Baie de Quiberon. Bull.Soc.Sc.Nancy, 19 (134-153).
- BOURDON (R.), 1962 a.- Observations préliminaires sur la ponte des Xanthidae. Bull.Soc.Lorraine Sc., n° 2 (1-28).
- BOURDON (R.), 1963.- Epicarides et Rhizocéphales de Roscoff. Cah.Biol.mar., 4, (415-424).
- BOURDON (R.), 1964.- Epicarides et Rhizocéphales du Bassin d'Arcachon. P.V. Soc. Linn.Bordeaux, 101 (1-7).
- CALLAN (H.G.), 1940.- The effects of castration by parasites and X-rays on the secondary sex-characters of Prawns (Leander spp.). J.Exp.Biol.London, 17 (168-179).
- CARAYON (J.), 1943.- Sur les Epicarides du Bassin d'Arcachon (2e Note). Bull. Soc.Zool.France, 68 (43-48).
- CAROLI (E.), 1927.- La muta nei Caridei infestati da Bopiridi. Rend.Unione Zool. ital. (70-72).
- CAROLI (E.), 1928.- La fase "microniscus" di Ione thoracica (Montagu) ottenuta per allevamento su Copepodi. Rend.Acc.Lincei, 8 (321-326).
- CAROLI (E.), 1929 a.- Un second ospite temporaneo nello sviluppo postembrionale dei sessuale secondari della Callianassa. Arch.Zool.Ital., 13 (41-44).
- CAROLI (E.), 1931.- Azione modificatrice dei Bopiridi e dei Rizocefali sui caratteri sessuale secondari della Callianassa. Arch.Zool.Torino, 16 (316-322).

- CARUS (J.V.), 1885.- *Prodromus faunae Mediterraneae*. I. Coelenterata, Echinodermata, Vermes, Arthropoda. Stuttgart (1-525).
- CAULLERY (M.) et MESNIL (F.), 1901.- Recherches sur l'*Hemioniscus balani* Buchholz, Epicaride parasite des Balanes. Bull.Biol.France-Belgique, 34 (316-363).
- CODREANU (R.), 1941.- Sur les Pagures du littoral roumain de la Mer Noire et leurs Crustacés parasites. An.Acad.Rom., ser.3, 16 (1-36).
- CUVIER (G.), 1849.- Le règne animal, etc... Vol.IX. Crustacés (par H.Milne Edwards). Edition Masson, Paris.
- DANFORTH (C.G.), 1963.- Bopyridian (Crustacea Isopoda) parasites found in the Eastern Pacific of the United States. Thèse. Univ.Microfilms, Inc.Ann.Arbor Michigan (1-110).
- DESMAREST (A.C.), 1825.- Considérations générales sur la classe des Crustacés. Paris (1-46).
- DRACH (P.), 1939.- Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. Ann. Inst.Océanogr., 19 (103-391).
- FRAISSE (P.), 1877.- Die gattung *Cryptoniscus* F.Müller. Arbeit.Zool.Zootom.Inst. Würzburg, 4 (239-296).
- FRAISSE (P.), 1878.- *Entoniscus cavolinii*, n.sp. nebst bemerkungen über die umwandlung und systematik der Bopyriden. Arbeit.Zool.Zootom.Inst.Würzburg, 4 (60 pp.).
- GERSTAECKER (A.), 1901.- Die klassen und ordnungen der Arthropoden wissenschaftlich dargestellt in wort und bild. II. Crustacea. Leipzig (1-1319).
- GIARD (A.), 1886.- Sur l'*Entoniscus maenadis*. C.R.Ac.Sc., 102 (1034).
- GIARD (A.), 1887.- La castration parasitaire et son influence sur les caractères externes du sexe mâle chez les Crustacés décapodes. Bull.scient.départ.Nord, 28 (1-28).
- GIARD (A.), 1899.- Coup d'oeil sur la faune du Boulonnais. Oeuvres diverses d'Alfred Giard. Paris, 2 (90-152).
- GIARD (A.) et BONNIER (J.), 1886.- Sur le genre *Cepon*. C.R.Ac.Sc.Paris, 103 (889).
- GIARD (A.) et BONNIER (J.), 1887.- Contribution à l'étude des Bopyriens. Trav.Lab. Wimereux, 5 (1-272).
- GIARD (A.) et BONNIER (J.), 1890.- Prodrome d'une monographie des Epicarides du Golfe de Naples. Bull.scient.France-Belgique, 22 (367-391).
- GUERIN-MENEVILLE (F.E.), 1829.- Iconographie du Règne animal de Cuvier. Crustacés. Paris.
- HELLER (G.), 1866.- Carcinologische beiträge zur fauna der Adriatischen Meeres. Ordnung Isopoda. Verhandl.Zool.Bot.Gesellsch.Wien, 26 (723-750).
- HIRAIWA (Y.K.), 1936.- Studies on a Bopyrid, *Epipenaeon japonica* Thielemann. III. Development and life-cycle, with special reference to the sex differentiation in the Bopyridae. J.Sci.Hiroshima Univ.(Zool.), 4 (101-141).
- HOLMES (N.A.), 1966.- The bottom fauna of the English Channel. Part II. J.Mar.Biol. Ass.U.K., Plymouth, 46 (401-493).
- HOLTHUIS (L.B.), 1950.- Isopodes et Tanaïdés marins de la Belgique et remarques sur quelques espèces de la zone méridionale de la Mer du Nord. Bull.Mus.Hist. nat.Belgique, 26, no 53 (1-19).

- KOSSMANN (R.), 1881 b.- Studien über Bopyriden. III. Ione thoracica und Cepon portuni. Mitt.Zool.Stat.Neapel., 3 (149-169).
- KUKENTHAL (W.), 1927.- Handbuch der Zoologie. III. Tardigrada, Pentostomida, Myzostomida, Arthropoda : Allgemeines Crustacea. Berlin und Leipzig (1-1158).
- LAMARCK (J.B.), 1818.- Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Vol.V. Arachnides, Crustacés, Annélides, Cirrhipèdes. Paris (1-612).
- LAMARCK (J.B.), 1838.- Histoire des animaux sans vertèbres. Vol.V. Paris (1-699).
- LAMEERE (A.), 1935.- Précis de Zoologie. Crustacés. Inst.Zool.Torley-Rousseau (1-547).
- LATREILLE (P.A.), 1817.- In : Le règne animal de Ouvier. IV. Crustacés.
- LATREILLE (P.A.), 1818.- Entomologie ou histoire naturelle des Crustacés, des Arachnides et des Insectes. In : Encyclopédie méthodique, Paris.
- LE SUEUR (R.F.), 1954.- The Cumacea, Mysidacea, Amphipoda, Isopoda and Tanaidacea of the Channel Islands. Bull.Soc.Jerseyaise, 16 (207-216).
- LO BIANCO (S.), 1888.- Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. Mitt.Zool. Stat.Neapel, 8 (385-440).
- LUCAS (H.), 1883.- Sur le genre Ione. Ann.Soc.Entomol.France, (6), 3 (CXIV).
- MILNE EDWARDS (H.), 1840.- Histoire naturelle des Crustacés. Paris, 3 (1-605).
- MONTAGU (G.), 1808.- Description of the several marine animals found on the coast of Devonshire. Trans.Linn.Soc.London, 9 (103-104).
- MOUCHET (S.), 1931.- Présence d'un Céponien dans une Galathée. Bull.Soc.Zool. France, 56 (504-506).
- MULLER (F.), 1862.- Die Rhizocephalen, eine neue gruppe schmarozender Kruster. Arch.Naturgesch., 28 (1-9).
- NIERSTRASZ (H.F.) et BRENDER-A-BRANDIS (G.A.), 1925.- Bijdrage tot de kennis der Fauna van Curacao. Bijdr.Dierk.Amsterdam, 24 (1-8).
- NIERSTRASZ (H.F.) et BRENDER-A-BRANDIS (G.A.), 1926.- Epicaridea in Grimpe und Wagler. Tierwelt Nord und Ostsee (1-56).
- NIERSTRASZ (H.F.) et BRENDER-A-BRANDIS (G.A.).- Papers from Dr.Th.Mortensen's Pacific Expedition 1914-1916. 48. Epicaridea I. Vidensk.Medd.Dansk.Naturh., 87 (1-44).1929.
- NIERSTRASZ (H.F.) et BRENDER-A-BRANDIS (G.A.), 1931.- Papers from Dr.Th.Mortensen Pacific Expedition 1914-1916. 57. Epicaridea II. Vidensk. Medd.Dansk.Naturh., 91 (147-226).
- NIERSTRASZ (H.F.) et BRENDER-A-BRANDIS (G.A.), 1932.- Alte und neue Epicaridea. Zool.Anz., 101 (90-100).
- NORMAN (A.W.), 1907.- Notes on the Crustacea of the Channel Islands. Ann.Mag.Nat. Hist., ser.7, 20 (356-371).
- NOUVEL (L.), 1933.- Sur la mue des Leander serratus parasités par Bopyrus fougerouxii. C.R.Ac.Sc.Paris, 196 (811-812).
- NOUVEL (L.), 1936.- Contribution à l'étude de la mue, de la croissance et de la régénération chez les Crustacés Natantia. Thèse Univ.Paris, Bruxelles (1-161).

- PEREZ (Ch.), 1923 a.- Sur la mue des Crustacés décapodes parasités par les Epicarides. C.R.Ac.Sc.Paris, 176 (1763-1764).
- PEREZ (Ch.), 1923 b.- Sur la castration des Crustacés décapodes parasités par les Epicarides. C.R.Ac.Sc.Paris, 176 (1934-1936).
- PEREZ (Ch.), 1924 a.- Sur la transformation des formes cryptonisciennes en mâles chez les Bopyriens. Ass.frang.Avanc.Sc., Liège.
- PEREZ (Ch.), 1924 b.- Castration parasitaire du Xantho. Bull.Soc.Zool.France, 49 (345-346).
- PEREZ (Ch.), 1934.- Notes sur les Epicarides et les Rhizocéphales des côtes de France. VIII. Infection simultanée des Pagures par un Athelges et un Rhizocéphale. Arch.Zool.exp.gen., 75 (541-565).
- PEREZ (Ch.), 1935.- Titres et travaux scientifiques. Paris, 2 (119-260).
- PIKE (R.B.), 1953.- The Bopyride parasites of the Anomura from British and Irish waters. Journ.Linn.Soc.London, Zoology, 42, no 285 (219-236).
- PIKE (R.B.), 1960.- The biology and post-larval development of the Bopyrid parasites Pseudione affinis G.O.Sars and Hemiarthrus abdominalis (Krøyer). Journ.Linn.Soc.London, Zoology, 44, no 297 (239-251).
- POPOV (V.K.), 1929.- Les Rhizocéphales et les Bopyrides de la Baie de Sebastopol. Trav.Stat.biol.Sébastopol, 1 (1-26) (en russe).
- RAYNER (G.M.), 1935.- The Falkland species of the Crustacean genus Munida. Discovery Report, 10 (209-245).
- REINHARD (E.G.), 1949.- Experiments on the determination and differentiation of sex in the Bopyrid Siegophryxus hyptius Thompson. Biol.Bull.Wood's Hole, 96 (17-31).
- REVERBERI (G.), 1941.- Sul determinismo dei caratteri sessuali secondari e sulla femminilizzazione da parassitismo nei Crostacei. Boll.Zool., 12 (187-198).
- REVERBERI (G.), 1942.- Dati sulla trasformazione del sesso nei Crostacei per opera del parassitismo da Epicaridei. Publ.Staz.Zool.Napoli, 19 (56-70).
- REVERBERI (G.), 1943.- Sul significato della "castrazione parassitaria". La trasformazione del sesso nei Crostacei parassitati da Bopiridi e da Rizocefali. Publ.Staz.Zool.Napoli, 19 (226-317).
- REVERBERI (G.), 1945.- La determinazione del sesso nei Crostacei e i fenomeni della castrazione parassitaria. Rend. Ist.Lombardo, 78 (217-246).
- REVERBERI (G.), 1947 b.- Ulteriori annotazioni biologiche sulla Caillanassa laticauda parassitata dalla Ione thoracica. Rend. Acad.Lincei, (8), 2 (345-347).
- REVERBERI (G.) et PITOTTI (M.), 1942.- Il ciclo biologico e la determinazione fenotipica del sesso di Ione thoracica Montagu, Bopiride parassita di Caillanassa laticauda Otto. Publ.Staz.Zool.Napoli, 19 (111-184).
- RICHARDSON (H.), 1910.- Marine Isopods collected in the Philippines by the U.S. Fisheries Steamer "Albatross" in 1907-1908. Washingt. D.C.Dept.Comm.Lab.Bur. Fish., doc.no 736 (44 pp.).
- RISSO (A.), 1816.- Histoire naturelle des Crustacés des environs de Nice. Paris (1-175).
- RISSO (A.), 1826.- Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et principalement de celles des environs de Nice et des Alpes maritimes. Paris et Strasbourg, vol.V. Crustacés (137-142).

- ROUCH (H.) et TABERLY (G.), 1961.- Etude d'un Epicaride Nopyridae, parasite branchial de Processa acutirostris Nouvel et Holthuis. I. Description de la femelle gravide et du Male. Bull.Inst.Oceanogr.Monaco, no 1203 (1-23).
- SHIINO (S.M.), 1934.- Bopyrids from Tanabe Bay II. Mem.Coll.Sc.Kyoto Imp.Univ., ser.B, 9 (257-287).
- SHIINO (S.M.), 1936.- Bopyrids from Tanabe Bay III. Mem.Coll.Sc.Kyoto Imp.Univ., ser.B, 11 (157-174).
- SHIINO (S.M.), 1937.- Bopyrids from Tanabe Bay IV. Mem.Coll.Sc.Kyoto Imp.Univ., ser.B, 12 (479-493).
- SHIINO (S.M.), 1942 b.- On the parasitic Isopods on the family Etoniscidae, especially those found in the vicinity of Seto. Mem.Coll.Sc.Kyoto Imp.Univ., ser.B, 17 (1-76).
- SHIINO (S.M.), 1950.- Note on some new Bopyrids from Japan. Journ.Mie Medical Coll., 1, no 2 (151-167).
- SHIINO (S.M.), 1958.- Note on the Bopyrid Fauna of Japan. Rep.Fac.Fish.Pref.Mie Univ., 3 (29-74).
- SHIINO (S.M.), 1965.- Phylogeny of the genera within family Bopyridae. Bull.Mus.nat.Hist.nat.Paris, 37 (462-465).
- STALIO (L.), 1877.- Catalogo metodico e descrittivo dei Crostacei dell'Adriatico. Atti.R.ist.Venet., ser.5, 3 (355-1420).
- STEBBING (T.R.R.), 1904.- Fauna and geography of the Maldives and Laccadive Archipelagos. Marine Crustaceans. XII. Isopoda, with description of a new genus. Edited by J.Stanley Gardiner, Cambridge, 2, Part 3 (699-721).
- STEBBING (T.R.R.), 1910.- Isopoda from the Indian Ocean and British East Africa. Trans.Linn.Soc.London, Zoology, 14, Part 1 (83-122).
- STOSSICH (M.), 1880.- Prospetto della Fauna del Mare Adriatico. Boll.Soc.Adriat.Sc.nat., 6 (178-271).
- TATTERSALL (W.H.), 1905.- The Marine Fauna of coast of Ireland. Part V. Isopoda. Depart.Agric.Tech.Instr.for Ireland, Fisheries Branch (1-90).
- TOCHERNIGOVITZEFF (C.), 1960.- Nouvelles observations sur la mue de Bopyrus fougerouxii, Isopode parasite de Leander serratus (Pennant). C.R.Ac.Sc.Paris, 250 (188-189).
- TUCKER (B.W.), 1931.- Effects of an Epicaridian parasite, Gyge branchialis on Upogebia littoralis. Quart.Journ.Micr.Sc., 74 (1-118).
- VEILLET (A.), 1945.- Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Epicarides. Ann.Inst.Oceanogr., 22 (194-341).
- VERNET-CORNUBERT (G.), 1958.- Recherches sur la sexualité du Crabe Pachygrapsus marmoratus (Fabricius). Arch.Zool.exp.gen., 96 (101-276).
- WHITE (A.), 1857.- A popular history of British Crustacea comprising a familiar account of their classification and habits. London (360 pp.).

- - - - -

Nom du Candidat : BOURDON Roland

Nature de la thèse : Doctorat de l'Université de
Nancy "Mention Sciences".

Vu, Approuvé et
permis d'imprimer

Nancy, le

Le Doyen

26 JUIN 1969

J. AUBRY

